Die systematische Verwertbarkeit der Kiemen bei den Lamellibranchiaten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

eingereicht bei der

philosophischen Fakultät

der Universität zu München

von

Edward L. Rice.

Jena
Gustav Fischer
1896.

Die systematische Verwertbarkeit der Kiemen bei den Lamellibranchiaten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

eingereicht bei der

philosophischen Fakultät

der Universität zu München

von

Edward L. Rice.

Jena
Gustav Fischer
1896.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41534912_0084

Wenn auch die Klasse der Lamellibranchiaten im ganzen eine sehr einheitliche und scharf begrenzte Gruppe des Tierreichs darstellt, ja sogar eine der am besten markierten, so bemerkt man doch in der weiteren Einteilung derselben eine auffallende Verschiedenheit der Meinungen. Wie groß diese Verschiedenheit ist, sieht man an einer vergleichenden Uebersicht der systematischen Darstellungen, die in einer Reihe von Hauptwerken der Zoologie und Paläontologie sowohl wie auch der speciellen Konchyliologie Anwendung gefunden haben.

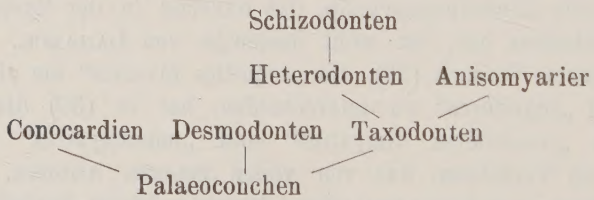
Das erste Einteilungsprinzip, das dauernd in der Systematik Geltung behalten hat, ist wohl dasjenige von Lamarck. Nach einem früheren Versuch (29), die „coquilles bivalves" als „irrégulières" und „régulières" zu unterscheiden, hat er (30) die Einteilung in „conchifères dimyaires" und „monomyaires" vorgeschlagen, ein Verfahren, das von vielen neueren Autoren, wenn auch in etwas veränderter und eingeschränkter Weise, Nachahmung gefunden hat. Seine weitere Einteilung nach der Form des Fußes und der äußerlichen oder innerlichen Lage des Ligamentes sind weniger glücklich ausgefallen.

Eine andere Einteilung, die großen Beifall gefunden hat, ist diejenige von Fleming (16), welcher zwei große Ordnungen nach dem Vorhandensein von Siphonen oder dem Mangel derselben unterschied. Als supplementärer Charakter wird gewöhnlich nach dem Vorschlag von d'Orbigny (41) die Form des Manteleindruckes unter den Siphoniaten berücksichtigt; während unter den Asiphoniaten die Lamarck'sche Einteilung nach der Zahl der Adduktoren beibehalten wird, gewöhnlich aber mit Bronn's Verbesse-

rung (3), nach welcher man die drei Abteilungen Homomyaria, Heteromyaria und Monomyaria unterscheidet. Diese Klassifikation finden wir mit geringfügigen Verschiedenheiten in LEUNIS (34) und in älteren Auflagen resp. Werken von CLAUS (5), v. ZITTEL (58) und HERTWIG (21).

Die Notwendigkeit betonend, möglichst viele Merkmale zu berücksichtigen, unterschied STOLICZKA (52) zehn große Ordnungen, die hauptsächlich auf dem Grade der Verwachsung der Mantelränder beruhen. Dieses System ist von CARUS angenommen worden (4).

Es sind in den letzten Jahren einige grundlegende Schriften über die Systematik der Muscheln erschienen, unter denen eine Reihe Arbeiten von NEUMAYR (38, 39, 40) eine hervorragende Stelle verdienen. Diese rein konchyliologisch, meist paläontologisch gehaltenen Artikel berücksichtigen fast ausschließlich die Beschaffenheit des Schlosses. In seiner letzten, erst nach seinem Tode und in unvollendeter Form erschienenen Schrift (40) unterscheidet NEUMAYR acht Ordnungen. Für die eine derselben, die der Pachyodonten, wurde das schon veraltete Manuskript nicht abgedruckt. Die anderen sieben Ordnungen sind nach ihren phylogenetischen Beziehungen im folgenden Schema dargestellt.



Dieser Klassifikation haben sich CLAUS (6) und bis zu einem gewissen Grade auch v. ZITTEL (59) angeschlossen. Letzterer läßt die rein paläontologischen (Solenomya ausgenommen) Ordnungen der Palaeoconchen und Conocardien wegfallen und vereinigt die Taxodonten, Pachyodonten, Heterodonten (mit Einschluß der Schizodonten) und Desmodonten als Unterordnungen zu der Ordnung der Homomyaria, welcher gegenüber die NEUMAYR'sche Ordnung der Anisomyaria erhalten bleibt.

Nach dem Erscheinen der ersten Arbeit von NEUMAYR, aber unabhängig von ihr, hat DALL eine Schrift herausgegeben (10), worin er auch die systematische Wichtigkeit der Schloßstruktur

betont und ein System kurz darstellt, das mit dem NEUMAYR'schen auffallende Aehnlichkeit zeigt.

Eine andere vortreffliche, hauptsächlich paläontologische Arbeit ist diejenige von JACKSON über die „Aviculidae and their Allies" (24). Darin deutet der Verfasser auf den phylogenetischen Wert der embryonalen Schale, des „Prodissoconch", hin. Diese Schrift ist in gewisser Hinsicht eine Ergänzung zu der NEUMAYR'schen Abhandlung, die gerade in der Besprechung der Anisomyaria unvollkommen ist.

Unter den neueren zoologischen Untersuchungen tritt die Tendenz in den Vordergrund, die äußerlichen, sich auf den Schalen ausprägenden Merkmale zu verlassen und das Hauptgewicht auf Charaktere der inneren Anatomie zu legen, ohne Rücksicht auf ihre paläontologische Anwendbarkeit. Unter diesen Merkmalen spielen die Kiemen eine Hauptrolle; sie werden aber auf sehr verschiedene Weise von den Autoren angewandt.

So z. B. berücksichtigt FISCHER (15) nur die Zahl der Kiemenblätter, und unterscheidet, wohl nach der Analogie der Cephalopoden, zwei Ordnungen, Dibranchiata und Tetrabranchiata.

Die Systematik von PELSENEER (44, 45, 46) dagegen gründet sich auf ein genaues vergleichend-anatomisches Studium der feineren Anatomie der Kiemen. In seiner neuesten und ausführlichsten Abhandlung (46) unterscheidet er fünf Unterklassen, die phylogenetisch in folgender Reihenfolge zu ordnen sind.

Septibranchiés
|
Eulamellibranchiés Pseudolamellibranchiés
\ /
Filibranchiés
|
Protobranchiés.

Wie aus den Namen hervorgeht, entsprechen diese Gruppen fünf von PELSENEER unterschiedenen Kiementypen. Diese Einteilung ist schon von LANG (31) angenommen.

Zwei neuerdings erschienene systematische Darstellungen von GROBBEN sind hauptsächlich auf die Systeme von NEUMAYR und PELSENEER basiert. In der früheren (17) ist die Uebereinstimmung mit NEUMAYR sehr ausgesprochen; in der zweiten (18) dagegen ist die Abweichung viel größer. Auffallend ist die Gegenüberstellung der sehr kleinen Ordnung Protobranchiata (nur Nuculiden,

Solenomya und ein Teil der ausgestorbenen Palaeoconchen) und der enormen, alle anderen Muscheln einschließenden Ordnung Autolamellibranchiata.

Zum Schluß sei erwähnt die provisorisch aufgestellte Systematik von Hertwig (22), der mit Berücksichtigung einer ganzen Reihe Charaktere — nämlich Kiemen, Schloß, Ligament (ob amphidet oder opisthodet) — die zwei Ordnungen Protoconchen und Heteroconchen unterscheidet.

Abschätzung der allgemein angewandten Merkmale.

Die Uebersicht, die ich von einigen wichtigen Systemen gegeben habe, läßt erkennen, wie weit die Anschauungen bei der Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Lamellibranchier auseinandergehen. Der Grund ist darin gegeben, daß die einzelnen Systematiker verschiedene Organe, und zwar ein jeder gewöhnlich nur ein einziges als Grundlage ihrer systematischen Betrachtungen gewählt haben; Lamarck die Bildung der Schließmuskel; Fleming die Beschaffenheit des Mantels; Neumayr das Schloß; Fischer die Zahl und Pelseneer die Struktur der Kiemen.

In der That zeigt jeder dieser Apparate eine große Umbildungsfähigkeit und dementsprechend verschiedene Formzustände, die für eine systematische Verwendung sehr geeignet sind. Jeder Apparat weist bei einem Teil der Arten primitive Verhältnisse, bei anderen verschiedene Grade höherer Differenzierung auf.

Was den Mantelrand anlangt, so ist jedenfalls das ursprünglichste Verhalten bei jenen Formen zu suchen, bei welchen gar keine Verwachsung vorkommt. Ein Fortschritt wird dadurch angebahnt, daß linke und rechte Mantelfalte an einigen Stellen verwachsen; noch später werden die Mantelränder hinten zu Siphonen ausgezogen. Die Ausbildung der Mantelbucht steht in Korrelation mit der Entwickelung von Siphonen.

Bezüglich der Adduktoren kann man zweifelhaft sein, welcher Zustand der ursprüngliche ist. Die Glochidiumlarve der Unioniden deutet auf die Monomyarier als Stammform hin. Dagegen sprechen die neueren Untersuchungen über Ostrea für die entgegengesetzte Meinung, daß die Monomyarier von den Homomyariern abstammen. Mit dieser Ansicht stehen auch die Angaben der Paläontologie in

Uebereinstimmung. Mit der Mehrzahl der neueren Autoren halte ich es für gerechtfertigt, in den Homomyariern den ursprünglichen Zustand zu erkennen, von welchem die Monomyarier durch Vermittelung der Heteromyarier durch allmähliche Rückbildung des vorderen Adduktors abzuleiten sind.

Beim Schloß ist auseinanderzuhalten die Beschaffenheit der Zähne und die Lage des Ligamentes.

In Bezug auf die Lage des Ligamentes sind wiederum zwei Punkte zu unterscheiden: Erstens, ob das Band äußerlich oder innerlich ist, und zweitens, ob dasselbe opisthodet oder amphidet ist. In beiden Punkten kann kein Zweifel sein, was man als das ursprüngliche Verhalten anzusehen hat. Das äußerliche, amphidete Ligament wird von allen als der primitive Typus erkannt; Verlagerung nach innen und Verschiebung nach hinten sind dagegen Zeichen von Differenzierung.

Schwieriger ist es festzustellen, in welcher Weise sich die verschiedenen Formen der Schloßzähne entwickelt haben mögen.

Immerhin sind auch hier die Hauptzüge ziemlich erkannt. Wir wollen im folgenden drei Typen der Bezahnung unterscheiden: das zahnlose Schloß, das taxodonte Schloß und das heterodonte Schloß, letzteres im weitesten Sinne des Wortes. Die Zahnlosigkeit stellt zweifellos in vielen Fällen den ursprünglichsten Typus dar. Die taxodonte Anordnung, die bei den ältesten bekannten Muscheln vorkommt, ist weiterhin für ursprünglicher zu halten als die heterodonte, welche den höchsten Grad der Differenzierung darbietet.

Endlich bezüglich der Kiemen sind sowohl Zahl wie auch Struktur zu berücksichtigen. In erster Hinsicht beschränke ich mich auf die Bemerkung, daß die Tetrabranchiaten ursprünglicher sind als die Dibranchiaten, nicht umgekehrt, wie Fischer will. Die verschiedenen Formen der Kiemenstruktur übergehe ich, da ich später ausführlich auf sie zurückkomme.

Wären die verschiedenen Formzustände eines Organes die Glieder einer einzigen fortlaufenden Reihe, so müßte im großen und ganzen in der Umbildung der verschiedenen Organe ein großer Parallelismus herrschen. Es müßte das vergleichende Studium der verschiedenen Organe im wesentlichen zu den gleichen systematischen Resultaten führen. Nur insofern könnten sich Differenzen ergeben, als die Fortentwickelung bei einem Organe sich früher bemerkbar gemacht haben könnte als bei einem anderen.

Diese Voraussetzungen treffen nun aber ganz und gar nicht

zu. Wenn wir z. B. die Siphonenbildung ins Auge fassen, so ergiebt sich, daß Verwachsungen des Mantelrandes zu Siphonen bei Leda und Yoldia unter den Nuculiden, bei Dreissensia unter den Mytiliden, bei Mutela unter den Najaden vorkommt, d. h. bei vereinzelten Gattungen von Familien, die sonst durch den Mangel der Siphonen charakterisiert sind.

Kaum weniger auffallend ist die riesige Entwickelung der Siphonen bei Mya und besonders bei Adacna im Vergleich mit den kurzen Röhren bei den nächst verwandten, zu denselben Familien gehörigen Gattungen Corbula und Cardium. Eine nahe phylogenetische Verwandtschaft dieser mit langen Siphonen versehenen Formen ist vollkommen ausgeschlossen. Es folgt somit als notwendiger Schluß, daß die Siphonenbildung ein Prozeß ist, der sich wiederholt vollzogen haben muß.

Bezüglich der Muskulatur liegen die Verhältnisse keineswegs so klar. Abgesehen von den typischen Monomyariern kommt ein einziger Schließmuskel bei mehreren vereinzelten Formen, wie bei Mülleria, Tridacna und Hippopus vor. Doch ist die Bedeutung dieser Formen etwas zweifelhaft. Bei jungen, nicht embryonalen Exemplaren von Mülleria finden wir zwei Muskeln, wovon der vordere bei zunehmender Größe und Festwachsung des Tieres verloren geht. Bei Hippopus und Tridacna soll der einzige Schließmuskel nach Neumayr (40) durch Verwachsung von zwei Muskeln entstanden sein, ein Vorgang, der schwierig zu erklären ist, wenn man berücksichtigt, daß der vordere Adduktor dorsal, der hintere ventral vom Darm liegt. Ebenso zweifelhaft ist die Erklärung der zwei ziemlich gleichwertigen Schließmuskeln bei der zu den Heteromyariern gezählten Gattung Dimya. Es ist bei dieser Form fraglich, ob die zwei Muskeln ohne weiteres mit jenen der Homomyarier zu homologisieren sind.

Im allgemeinen ist aber zuzugeben, daß dieses Einteilungsprinzip ein ziemlich natürliches ist. Gegen dasselbe ist hauptsächlich hervorzuheben die auffallende Ungleichwertigkeit der zu unterscheidenden Gruppen und die unbestimmte Grenze zwischen Homomyariern und Heteromyariern.

Wenn wir die Schloßstruktur betrachten, finden wir die Verhältnisse ungefähr wie bei der Siphonenbildung. Zahnlosigkeit wurde als ein im allgemeinen primitiver Charakter erwähnt, aber wenn wir sie bei Repräsentanten der Najaden (Anodonta) und Cardiiden (Adacna) sowohl wie bei den höchst primitiven Solenomya; bei den meisten Monomyariern sowohl wie bei vielen der

Desmodonten Neumayr's finden, ist es klar, daß die Zahnlosigkeit eine ganz verschiedene Bedeutung hat, daß sie nicht nur einen primitiven Zustand darstellt, sondern auch vielfach durch Rückbildung entstanden ist. Ebenso läßt sich das taxodonte Schloß von Iridina und einigen Muteliden höchstens als ein atavistischer Rückschlag auf den ursprünglichen taxodonten Typus zurückführen.

Um zu zeigen, daß die Verlagerung des Ligaments ins Innere sich ebenfalls mehrfach vollzogen hat, genügt es, einige wenige Formen zu erwähnen, bei welchen das Ligament innerlich liegt, während die nächstverwandten Arten oder Familien mit äußerlichem Bande versehen sind. Ich füge die mit äußerem Ligament versehenen verwandten Arten in Klammern bei. Limopsis (Arciden), Crassatelliden (Astartiden), Scrobiculariiden (Telliniden), Mesodesmiden (Donaciden).

Dagegen findet man in der Lage des Ligamentes zum Wirbel keine solche Regellosigkeit. Mit wenigen Ausnahmen ist das amphidete Ligament auf die Anisomyarier beschränkt, und die Ausnahmen unter den Homomyariern sind primitive Formen, die ein Merkmal der Urmuschel haben gut beibehalten können — Nuculiden, Arciden, Najaden und vielleicht Trigoniiden.

Endlich ist die systematische Gruppierung nach der Zahl der Kiemenblätter nicht weniger unnatürlich. Diese Klassifikation wurde von Fischer keineswegs konsequent durchgeführt, denn unter seiner Gruppe der Dibranchiaten finden sich eine ganze Reihe Formen, die wirklich vier Kiemenblätter besitzen. Aber abgesehen von diesem Einwurf, würde uns dieses Einteilungsprinzip zwingen, die zweikiemigen Lucinen von den vierkiemigen Ungulinen und ebenso Dimya von Anomia weit zu trennen. Ja, nach den Angaben von Valenciennes (55) müßten wir sogar die einheitliche Gattung Tellina spalten und teils zu den Dibranchiaten, teils zu den Tetrabranchiaten rechnen.

Die obigen Erörterungen zeigen, daß man ein bestimmtes Merkmal nicht ohne weiteres verwerten kann, sondern daß man es für jeden einzelnen Fall auf seine Verwendbarkeit prüfen muß. Dies kann nur geschehen, wenn man es in Vergleich zieht mit der Beschaffenheit anderweitiger systematisch wichtiger Organe. In dieser Weise gedenke ich im folgenden den Bau der Kiemen auf seinen systematischen Wert hin zu prüfen. Zum Vergleich werde ich hauptsächlich die Schloßstruktur heranziehen, teils weil dieselbe ein scharf getrenntes, in keinem Zusammenhang mit den

Kiemen stehendes Merkmal darstellt, teils weil hier die NEUMAYR'sche Darstellung vorliegt, die mit ihren zahllosen Detailangaben für Vergleiche eine sichere Grundlage bietet. Ab und zu wird es zweckmäßig sein, auf die Ergebnisse der Paläontologie zu verweisen. Alle paläontologischen Angaben, wenn keine andere Autorität angeführt ist, sind aus dem neuesten Werke von ZITTEL (59) genommen.

Material und Methoden.

Ich habe den Kiemenbau bei Repräsentanten fast aller wichtigen Gruppen der Lamellibranchier untersucht. In einigen Fällen ist die Untersuchung nur flüchtig gewesen und wurde nur unternommen, um Angaben anderer Beobachter zu prüfen; in anderen Fällen dagegen habe ich die Anordnung und feinere Struktur der Kiemen genau studiert. Die genauer untersuchten Formen sind in der folgenden Liste mit einem Sternchen bezeichnet.

Nucula nitida SOW.
Leda pernula C. J. MÜLL.
*Arca transversa SAY.
Arca pexata SAY.
*Modiola plicatula LAM.
Lithodomus dactylus SOW.
*Mytilus edulis LIN.
*Dreissensia polymorpha PALL.
*Pecten opercularis LIN.
Pecten Jacobaeus LIN.
Pecten irradians LAM.
*Anomia ephippium LIN.
*Ostrea virginiana LISTER.
*Astarte fusca POLI.
*Cardita calyculata LIN.
*Cardita sulcata BRUG.
Galeomma sp.?
*Lucina ramulosa GOULD.
*Loripes Philippiana REEVE.
*Corbula gibba OLIVI.
*Mya arenaria LIN.
*Cyprina islandica (LIN.)
*Mactra stultorum LIN.
*Batissa tenebrosa HINDS.
Corbicula biformis REINH.
*Cyclas sp.?
*Cardium edule LIN.
Chama pellucida BROD.
*Cytherea chione LIN.
*Venus verrucosa LIN.
Venus mercenaria LIN.
Tapes virginea LIN.
*Petricola pholadiformis LAM.
*Asaphis dichotoma ANTON.
*Donax serra CHEMN.
*Donax politus POLI.
*Donax trunculus LIN.
*Psammobia vespertina LIN.
*Macha candida REN.
*Solen ensis LIN.
Solen vagina LIN.
*Capsa fragilis LIN.
*Tellina planata LIN.
*Tellina nitida POLI.
*Scrobicularia piperata (GMEL.).
*Thracia papyracea POLI.
*Teredo navalis LIN.

Ueber die Konservierung kann ich mich kurz fassen. Da ich mich nicht mit histologischen Feinheiten beschäftigen wollte, wurde keine besondere Vorsicht in der Konservierung verlangt. In der

That habe ich in vielen Fällen gute Resultate von einfachem Spiritusmaterial erhalten. Nur bei der Beobachtung der Verwachsungen der Kiemen mit benachbarten Teilen ist die größte Vorsicht notwendig. Hier bedürfen alle Angaben einer Nachprüfung an lebenden Tieren, was mir leider häufig unmöglich gewesen ist.

Unter den Beobachtungsmethoden ist die Untersuchung von Schnittserien am wichtigsten. Ich habe Schnitte nicht nur senkrecht zu den Kiemenfilamenten geführt, sondern auch parallel zu der Oberfläche des Blattes, und endlich senkrecht zu der Oberfläche und parallel zu den Filamenten. Statt der Flächenschnitte habe ich, besonders bei dünnen Kiemenformen, Totalpräparate des gespaltenen Blattes höchst lehrreich gefunden. Bei den Fadenkiemen erlangte ich die besten Resultate durch das Freipräparieren der einzelnen Filamente, eine Methode, die jedoch der Ergänzung bedarf durch das Studium von Schnitten. Es war auch hie und da notwendig, frontale Schnitte durch das ganze Tier zu führen, um die Verhältnisse der zwei Kiemenblätter zu einander und zu benachbarten Körperteilen festzustellen.

Im Mai 1894 fing ich meine Untersuchungen an. Seitdem habe ich dieselben ausgeführt in dem Zoologischen Institut der Münchener Universität unter der Leitung von Professor Richard Hertwig, welchem ich mit Freuden meinen herzlichsten Dank ausspreche für seinen wissenschaftlichen Rat und konstante freundliche Hilfe.

In der Verschaffung von Material haben mir Professor H. W. Conn in Middletown, Prof. K. Möbius, Direktor des Berliner Museums, Professor C. Brandt der Universität zu Kiel und Dr. Bruno Hofer, Privatdozent an der Münchener Universität, Beistand geleistet. Ich ergreife gerne die Gelegenheit, diesen geehrten Herren an dieser Stelle für ihre Güte verbindlichst zu danken. Auch bin ich dem Herrn Dr. Birkner für die Korrektur der Arbeit in sprachlicher Beziehung zu großem Danke verpflichtet.

Darstellungsweise.

Bei meiner Darstellung gedenke ich in folgender Weise zu verfahren. Zuerst werde ich eine zusammenhängende allgemeine Darstellung der Hauptpunkte der Kiemenstruktur geben und nebenbei meine Terminologie feststellen und erläutern. Dann erst

werde ich zu der detaillierten Besprechung der von mir untersuchten Muscheln übergehen. Ich beabsichtige zunächst noch nicht eine vollkommene und abgeschlossene Abhandlung über alle die Formen, die ich untersucht habe, zu liefern. Einige isolierte Formen, und besonders die große wenig einheitliche Gruppe, die Neumayr als Desmodonten bezeichnet hat, werde ich für jetzt beiseite lassen, in der Hoffnung, nach weiter fortgesetzten Studien auf sie noch einmal zurückzukommen. Die Arten, auf welche ich mich in dieser Arbeit beschränken werde, gedenke ich gruppenweise zu behandeln, wobei solche Formen zusammengestellt werden sollen, welche nach meiner Ansicht phylogenetisch verwandt sind. Ich unterscheide fünf solcher Gruppen, die ich nach typischen Vertretern bezeichne: Nucula-, Arca-, Pecten-, Astarte- und Venus-Gruppe. Bei jeder Formenreihe werde ich zunächst die wichtigsten Merkmale der Kiemenanatomie hervorheben und nachher die phylogenetischen Beziehungen der Formen untereinander und zu anderen Gruppen besprechen. Zum Schluß bleibt es dann nur noch übrig, in wenigen Worten meine Ansichten über die systematische Verwertbarkeit der Kiemen zusammenzufassen.

Allgemeine Besprechung der Kiemen.

Der typisch ausgebildete Kiemenapparat der Muscheln besteht auf jeder Seite aus zwei nach unten hängenden Blättern, die dorsal von einer gemeinsamen Achse getragen werden. Wegen der Verschiedenheit in der Anwendung des Wortes „Kieme", das bald den ganzen Apparat von einer Seite, bald nur eins der zwei Blätter bedeuten soll, erscheint es mir zweckmäßig, die klare, von Lang (31) angewandte Bezeichnung Ctenidium für das Ganze zu benutzen, die Bezeichnung Kiemenblatt für die Hälfte anzuwenden.

Es wird jedoch manchmal bequemer sein, von den „Kiemen" zu sprechen, wobei das Wort allgemein und ohne Rücksicht auf einen bestimmten morphologischen Teil benutzt werden soll.

Die Kiemenachse kann sehr verschiedenartig ausgebildet sein. Bei einigen Muscheln ist sie stark fleischig verdickt und erhebt sich am hinteren Ende von der Körperwand frei in die Mantelkammer, in welchem Fall man am besten von einem Kiementräger sprechen kann. Bei anderen ist die Achse auf ein Minimum reduziert, wodurch die Kiemenblätter fast unmittelbar

auf dem Körper sitzen. Zwischen diesen Extremen kommen allerlei Uebergänge vor.

Nicht weniger variabel sind die Kiemenblätter, resp. ihre morphologischen Aequivalente. Bei einigen wenigen Gattungen (z. B. Nucula) finden wir auf der Achse zwei Reihen von zarten dreieckigen Platten, Kiemenblättchen, die ihre Flächen nach vorn und hinten wenden. Nach unten bilden die zwei Reihen mit einander eine seichte Rinne. Diesem Typus des Ctenidiums giebt man den Namen Kammkieme. Bei anderen Formen (z. B. Amusium Dalli) sind die Blättchen zu langen herabhängenden Fäden ausgezogen, den Kiemenfilamenten. Die seichte Rinne des ersten Typus ist jetzt zu einer tiefen V-förmigen, nach unten offenen Spalte geworden, dem Interbranchialraum der Autoren. In diesen Filamenten resp. Blättchen erblicken wir die morphologischen Einheiten der Kiemen. Sie bestehen aus einer durch Stützsubstanz umfaßten Blutbahn, dem Filamentgefaß und einem stellenweise flimmernden Epithelüberzug. Bei den Blättchen der Kammkieme ist das Filamentgefaß selbstverständlich sehr stark abgeplattet. Bei der großen Mehrzahl der Muscheln erleiden die Filamente eine weitere Umwandlung dadurch, daß ihre unteren Enden nach oben umgebogen sind, und zwar die Filamente der inneren (d. h. dem Körper benachbarten) Reihe nach innen, diejenigen der äußeren (dem Mantel benachbarten) Reihe nach außen. Dadurch nimmt der Frontalschnitt des Ctenidiums die Gestalt eines W an. Die neu entstandenen umgebogenen Teile der Filamente werden als aufsteigende Schenkel bezeichnet; die ursprünglichen direkten als absteigende Schenkel. Dabei ist zu bemerken, daß Bonnet (2) die Termina „aufsteigend“ und „absteigend“ im umgekehrten Sinne anwendet.

Die Beziehungen der Filamente einer und derselben Reihe zu einander können sehr verschieden sein. Die benachbarten Filamente können vollkommen unabhängig von einander sein. In den meisten Fällen dagegen werden die Filamente durch interfilamentäre Verbindungen unter einander verbunden. Die Verbindung wird bei einigen Gattungen nur durch das Ineinandergreifen von auffallend langen Cilien hergestellt, die gruppenweise von rundlichen Epithelpolstern, Wimperscheiben, getragen werden. Die Wimperscheiben stehen von einander ziemlich gleich weit entfernt auf den vorderen und hinteren Flächen der Filamente. Bei den meisten Muscheln kommen Verbindungsbrücken vor, die aus Bindegewebe und einem Epithelüberzug bestehen, und

die wenigstens in allen von mir genau untersuchten Formen ein Gefäß enthalten. Dabei ist auch ein Faserbündel zu erkennen, das oft als muskulös erklärt wird. Dadurch daß die interfilamentären Verbindungen in geraden, zu den Filamenten senkrecht verlaufenden Reihen geordnet sind, erhält jede Filamentreihe die Gestalt eines feinen Gitterwerkes mit rechteckigen Maschen. Bei der Ausbildung der oben beschriebenen vaskularisierten interfilamentären Verbindungen ist jede Reihe von absteigenden Filamentschenkeln zu einer absteigenden Lamelle vereinigt; jede Reihe von aufsteigenden Filamentschenkeln zu einer aufsteigenden Lamelle. Infolgedessen heißt dieser Typus die lamellöse Kieme oder Blattkieme. Die entsprechenden Gebilde werden Pseudolamellen genannt bei denjenigen Formen, bei welchen interfilamentäre Verbindungen fehlen oder nur durch Wimperscheiben dargestellt sind. Diese Kiemen werden als filamentäre oder Fadenkiemen bezeichnet. Eine absteigende Lamelle resp. Pseudolamelle und die entsprechende aufsteigende Lamelle oder Pseudolamelle bilden gemeinsam ein Kiemenblatt.

Von den interfilamentären Verbindungen sind die interlamellären zu unterscheiden, welche die zwei Lamellen, resp. Pseudolamellen eines Blattes vereinigen. Diese können ganz fehlen. Wenn sie vorhanden sind, enthalten sie bei allen von mir studierten Formen eine Blutbahn, was von Pelseneer (46) bei mehreren Gattungen geleugnet wird. Bei einigen wenigen Muscheln besteht die Verbindung aus einer dünnen, hohlen, membranartigen Platte, die sich von der Umbiegungsstelle mehr oder weniger weit nach oben erstreckt zwischen den zwei zusammengehörigen Schenkeln eines Filamentes. Bei anderen sind die breiten Platten zu einzelnen gefäßhaltigen Strängen umgebildet. Diese können einen kurzen Verlauf haben, senkrecht von einem Schenkel zum andern oder sie können sich als eine Wulst auf der Innenseite einer Lamelle eine Strecke weit fortsetzen, um dann schräg zur anderen Lamelle hinüberzuspringen. Aus dem letztgenannten Typus entstammen wohl die dicken, gefäßreichen Platten, welche sich bei den meisten kompliziert gebauten Kiemenblättern von unten nach oben zwischen die Lamellen erstrecken und den Interlamellarraum in eine Reihe sogenannter Kiemenfächer teilen. Oefters stehen diese Platten in Verbindung mit mehreren Filamenten. Wo interfilamentäre und interlamelläre Verbindungen stark ausgebildet sind, können sie auf der Innenfläche der Lamelle zu einem starken blutführenden Netzwerk, dem sublamellären Gewebe verschmelzen.

Interessant ist die Korrelation in der Entwickelung von interfilamentären und interlamellären Verbindungen. Nach meinen Beobachtungen und den mir bekannten Angaben können die Verhältnisse folgendermaßen ausgedruckt werden. Beim kompletten Fehlen der interfilamentären Verwachsungen fehlen auch interlamelläre Verwachsungen. Wo nur Wimperscheiben vorhanden sind, kommen manchmal gar keine interlamellären Verbindungen vor (Trigonia nach PELSENEER [46]), gewöhnlich aber membranartige Verbindungen oder der erste einfachste Typus von vereinzelten Gefaßen. Beim Vorhandensein von vaskularisierten interfilamentären Brücken sind die interlamellären Verbindungen in der Regel von kompliziertem Bau. Doch können auch einfache membranartige Verwachsungen vorkommen (Lima nach PELSENEER [46]).

Sowohl bei Blattkiemen als bei Fadenkiemen kann eine Rückbildung vorkommen, wodurch die Filamente der äußeren Reihe stark reduziert werden oder gänzlich verloren gehen. Beim Verschwinden der äußeren Filamentreihe können auch die Filamente der inneren Reihe auf den absteigenden Schenkel reduziert werden, das Ctenidium also aus einer einzigen Reihe gerader Filamente bestehen (Dimya nach DALL [9]).

Was die Anordnung der Filamente betrifft, können dieselben genau in einer Ebene liegen. Wir wollen dann von glatten ungefalteten Kiemen sprechen und sie so den gefalteten oder Riffkiemen gegenüberstellen. Bei letzteren bilden die Filamente auf einem Querschnitt, der senkrecht zu ihrer Längsachse geführt wurde, jederseits eine zu vielen kleinen Bogen ausgebuchtete Reihe. Daher alternieren auf der Oberfläche des Kiemenblatts Längsriffe und Furchen mit einander. Die interlamellären Verbindungen sind dann auf diejenigen Filamente beschränkt, welche den Grund der Furchen einnehmen. Diese Grenzfilamente können den dazwischen liegenden Zwischenfilamenten vollkommen gleichen, sie können ferner zwar ähnlich, aber ein wenig größer sein, oder endlich sie sind sehr stark umgewandelt.

Der untere freie Rand der Kiemenblätter zeigt folgende Modifikationen. Entweder gehen die absteigenden Schenkel scharf umgebogen direkt in die aufsteigenden Schenkel über; das Kiemenblatt ist glattrandig. Oder die Filamente beschrieben am Rand eine Einbuchtung. Da alle Filamente diese Einbuchtung besitzen, findet sich eine marginale Rinne auf dem Blattrand.

Der obere Rand der aufsteigenden Lamellen, resp. Pseudo-

lamellen kann ganz frei in der Mantelkammer liegen, wobei die Enden der Filamente gewöhnlich kopfartig angeschwollen oder hakenförmig umgebogen sind. Die Filamentenden können nur durch ineinandergreifende Cilien verbunden oder organisch verschmolzen sein.

Häufiger ist aber eine mehr oder weniger vollständige Verwachsung der Ränder mit benachbarten Körperteilen. Bei dem äußeren Blatte bildet sich eine Verschmelzung zwischen Kieme und Mantel oder bei starker Entwickelung des Körpers, mit diesem, meist gerade an der Ansatzlinie des Mantels. In diesem Falle setzt sich die aufsteigende Lamelle oft eine Strecke weit über die Kiemenachse nach oben fort und entwickelt sich zu einem aus einer einzigen Lamelle bestehenden dorsalen Anhang (Appendice). Beim inneren Blatt kann die aufsteigende Lamelle im vorderen Teile mit dem Körper verwachsen. Hinter dem Körper oder bei seiner Rückbildung in der ganzen Länge verwachsen diese Lamellen der zwei Ctenidien mit einander und bilden so eine Scheidewand, welche am hinteren Ende gewöhnlich mit der intersiphonalen Verwachsung der Mantelränder in Verbindung steht. Beim vollkommenen Verwachsen der Kiemenblätter unter einander und mit den Nachbarteilen ist die Trennung der Mantelhöhle in eine obere Kammer, die Cloaka, und eine untere, die Atemhöhle, eine komplette, was als der höchste Grad der Ausbildung zu betrachten ist.

Bezüglich der Cirkulationsverhältnisse in den Kiemen bleibt vieles strittig. Auf die Frage über den histologischen Charakter der Blutbahnen will ich nicht eingehen. Im Folgenden wende ich den Ausdruck „Gefäß“ in rein morphologischem Sinne für die regelmäßigen, röhrenartigen Bahnen, während ich die irregulären, manchmal sehr großen Bluträume als Lakunen bezeichne.

Bei den Fadenkiemen sind die Filamentgefäße die einzigen Blutbahnen, wie auch bei den Kammkiemen. Bei den letzten und bei denjenigen Fadenkiemen, bei welchen die aufsteigenden Filamentschenkel am oberen Ende frei sind, liegen abführende (Venen) und zuführende Gefäße (Arterien) beide in der Kiemenachse. Von dem zuführenden Gefäß fließt das Blut in den absteigenden Schenkel hinunter und den aufsteigenden hinauf, um dann denselben Weg in umgekehrter Richtung zurückzufließen. Dies ist dadurch ermöglicht, daß das Filamentgefäß durch ein zartes Septum längs geteilt ist. Dies wäre als Arca-Typus zu be-

zeichnen. Wo die Enden der Filamente verschmolzen sind (Mytilus-Typus), entwickelt sich ein längs der Kieme verlaufendes Gefäß in dem so gebildeten Saum. Von diesem zuführenden Gefäß (nach Menegaux [36] bei Mytilus, und meinen Beobachtungen bei Modiola) fließt das Blut in den aufsteigenden Filamentschenkeln hinunter und in den absteigenden hinauf zu der Kiemenachse, wo es in einem großen abführenden Gefäß gesammelt wird. Bei Mytilus geben Bonnet (2), Sabatier (49) und Sluiter (51) die Richtung der Strömung umgekehrt an.

Mit dem Eintritt und der starken Entwickelung der interfilamentären und interlamellären Verbindungen und des auf diese zurückführbaren sublamellären Gewebes werden die Filamentgefäße zum Teil durch diese in ihrer Funktion ersetzt. Die dadurch sehr komplizierten Verhältnisse sind keineswegs befriedigend erklärt; doch scheint es wahrscheinlich, daß dieselben auf die zwei besprochenen Typen zurückzuführen sind. So wäre der Kreislauf bei den Najaden nach den Angaben von Langer (32) und v. Hessling (23) mit demjenigen von Arca in Uebereinstimmung zu bringen, während die Anordnung bei Teredo und Cyclas mit dem Mytilus-Typus vergleichbar ist.

Die phylogenetische Reihenfolge ist, kurz gefaßt, folgende. Die Urform stellt die Kammkieme dar. Aus dieser entwickelt sich die einfachste Form der Fadenkieme. Der Kiementräger dieses Typus ist stark ausgebildet, die Pseudolamellen sind glatt und die Filamente vollkommen gleich untereinander. Interlamelläre und interfilamentäre Brücken fehlen ganz, die aufsteigenden Pseudolamellen bleiben frei am oberen Rande, und die Kreislaufsverhältnisse richten sich nach dem Arca-Typus. Erst bei weiterer Differenzierung entstehen Verwachsungen zwischen den einzelnen Filamenten und zwischen Kieme und Nachbarteilen. Reduzierung des Kiementrägers, Faltung der Lamellen, Umbildung der Grenzfilamente und die oben erwähnten Abänderungen der Cirkulation sind auch als Differenzierungen zu betrachten.

Um Mißverständnisse zu vermeiden muß die Bezeichnung von Schnitten genauer erklärt werden. Schnitte, die senkrecht zu der Oberfläche des Blattes geführt sind, werden als Querschnitte oder Längsschnitte bezeichnet, je nachdem sie zu den Filamenten senkrecht oder parallel geführt sind. Diesen beiden gegenüber stehen die in der Ebene des Blattes geführten Flächenschnitte.

Litteraturübersicht.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich zu einer kurzen Uebersicht der wichtigeren Litteratur über, welche sich auf die Phylogenie der Kiemen bezieht.

Unter den älteren Autoren, wie z. B. Poli (47), findet man wenig Berücksichtigung der Kiemen überhaupt. In dem Prachtwerk von Deshayes (12) dagegen sind die Angaben über Habitus und zum Teil auch Anatomie der Kiemen eingehend und genau; Vergleichungen sind aber wenig angestellt.

Erst im Jahre 1848 hat Leuckart (33) in wenigen Worten die Beziehungen der Kammkieme von Solenomya zu der Kieme einiger Gastropoden einerseits und zu den typischen Kiemenformen der Lamellibranchiaten anderseits angedeutet.

Im Jahre 1853 unterschied Hancock (19) drei Typen der Kiemenstruktur, die genau mit den im nächsten Jahre, aber ganz unabhängig, aufgestellten Typen von Duvernoy (13) übereinstimmen. Diese sind die Fadenkieme, die glatte lamellöse Kieme und die Riffkieme.

Die 1854 von Williams (57) herausgegebene Arbeit trägt nichts Neues zu der Kenntnis der Morphologie der Kiemen bei und ist so unklar und fehlerhaft gefaßt, daß sie keine besondere Berücksichtigung verdient.

Einen Fortschritt in der Klarheit der Vorstellung sowohl wie in dem anatomischen Detail finden wir in den Abhandlungen von Posner (48) und Peck (43). Der erstere, von der Untersuchung einer Reihe meist komplizierter Formen ausgehend, stellte die ganz verkehrte Ansicht auf, daß die Fadenkiemen durch Spaltung der, seiner Meinung nach, primitiven lamellösen Kiemen entstanden seien, während Peck dagegen die richtige Entstehung der Lamellen durch Verwachsung („concrescence“) der Filamente betonte.

Im Jahre 1877 publizierte Bonnet (2) eine Arbeit, worin er die drei Kiementypen von Hancock und Duvernoy genauer charakterisierte, und eine vierte, die „Coulissenkieme“ von Pecten, hinzufügte.

Eine wichtige Schrift wurde von Mitsukuri (37) 1881 veröffentlicht. An der Hand einer genauen histologischen Beschreibung der primitiven Kammkieme bei Nucula und Yoldia gab er in der schon von Leuckart angedeuteten Weise eine genaue Ableitung der Fadenkieme und Blattkieme.

Seit dieser Zeit ist die Geschichte der Kiemenanatomie, wenig-

stens hinsichtlich der phylogenetischen Seite, im wesentlichen in den Arbeiten von Pelseneer (44, 45, 46) enthalten. Die letzte Schrift (46), veröffentlicht 1891, ist weitaus die wichtigste. Hauptsächlich auf Grund der kompletten Uebereinstimmung der Kammkieme mit dem Ctenidium von gewissen Gastropoden faßt Pelseneer wie auch Osborn (42) die Muscheln auf als einen rückgebildeten Seitenzweig des Gastropodenstammes. Ihre unmittelbaren Vorfahren sollen die Rhipidoglossen sein oder, genauer gesagt, ein hypothetisches Verbindungsglied, die Prorhipidoglossen.

Fünf Kiementypen werden unterschieden, von denen der erste, die Kammkieme, schon erwähnt ist. Dieser Form entspricht die Unterklasse Protobranchiata. Der zweite Typus geht aus dem ersten hervor und stimmt mit denjenigen Fadenkiemen (wie oben charakterisiert) überein, bei welchen die Filamente alle gleich untereinander sind. Solche Kiemen sind für die Filibranchiaten charakteristisch. Diesen gegenüber enthält die dritte Unterklasse, Pseudolamellibranchiata, die Muscheln mit gefalteten Kiemen, sowohl lamellösen wie auch filamentären, bei welchen die Grenzfilamente stark differenziert sind. Auffallend bei dieser Gruppe ist, daß Pelseneer für sie eine doppelte Abstammung annimmt, zum Teil (Aviculiden) aus den Mytiliden, zum Teil (Pectiniden) aus den Arciden. Der vierte Typus ist der der typischen lamellösen Kiemen, Eulamellibranchiata. Die Lamellen können glatt oder gefaltet sein, aber im letzteren Fall sollen die Formen, bei welchen die Grenzfilamente differenziert sind, ausgeschlossen werden. Indessen geschieht dies nur in einem Teil der Fälle. Diese Gruppe soll ihren Ursprung aus den Filibranchiaten nehmen und zwar aus der Familie der Mytiliden. Anderseits dient sie als Ausgang für die letzte Unterklasse, die Septibranchiata. Bei diesen merkwürdigen, durch die Arbeiten von Dall (7, 8) und Pelseneer (44) bekannt gemachten Muscheln ist das Ctenidium durch eine muskulöse Scheidewand ersetzt, die sich zwischen dem Fuß und Mantel ausdehnt. Nach Pelseneer ist dieses „Septum“ das Homologon des Ctenidiums, und durch Zwischenformen auf die Kiemen der Anatinacea zurückzuführen. Diese Ansicht bestreitet Dall (9), der das Septum als eine Ausbildung des intersiphonalen Teiles des Mantels erklärt und behauptet, daß die Kiemen verloren gegangen sind.

Andere Arbeiten, die sich hauptsächlich mit vereinzelten anatomischen Details beschäftigen, werden auf den folgenden Seiten angeführt werden.

Eigene Untersuchungen.

I. Nucula-Gruppe.

Scharf abgesetzt von den Kiemenformen der typischen Muscheln ist die oben erwähnte Kammkieme der Nuculiden und Solenomyiden, die besonders durch die Arbeiten von Mitsukuri (37), Kellogg (26) und Pelseneer (46) bekannt geworden ist. Die Hauptzüge dieses Kiementypus sind oben angegeben. Hier möchte ich nur auf den Unterschied in der Ausbildung bei den zwei hierher gehörenden Familien aufmerksam machen. Bei den Nuculiden sind die Blättchen kurz und erstrecken sich nach unten. Bei Solenomya dagegen sind dieselben ziemlich lang ausgezogen, und die äußere Reihe ist nach oben aufgeschlagen und mit dem Eingeweidesack verschmolzen.

Ueber die phylogenetische Stellung der Nuculiden an der Wurzel des Stammbaumes kann kein Zweifel existieren. Die Gesamtheit der anatomischen Charaktere spricht mit überzeugender Bestimmtheit für diese Ansicht. Z. B. in dem Kiemenbau, in dem Vorhandensein eines ausgebildeten Schlundkopfes, in der Ausbreitung des Fußes zu eines Kriechsohle und in dem Vorhandensein eines gesonderten Pleuralganglions erblicken wir Charaktere, die unter den Lamellibranchiaten bei den Nuculiden allein vorkommen, oder nur noch bei den zweifellos nahe verwandten Solenomyiden und Arciden. Anderseits zeigen alle diese Merkmale eine auffallende Uebereinstimmung mit den Gastropoden, und sind dementsprechend als ursprüngliche Charaktere aufzufassen, die nur bei diesen wenigen Formen erhalten geblieben sind.

Gegen diese ursprüngliche Stellung der Nuculiden sind nur die innerliche Lage des Bandes und die bei manchen Gattungen (Leda, Yoldia) vorkommende Entwickelung von Siphonen hervorzuheben. Wie oben erwähnt wurde, handelt es sich hier um Charaktere, welche sich mehrmals unabhängig entwickelt haben, denen man daher geringen systematischen Wert zuschreiben darf.

Wenn man diese anatomischen Ergebnisse in Zusammenhang mit dem großen paläontologischen Alter dieser Familie betrachtet, erscheint der Beweis als erbracht, daß eine nuculoide Stammform den untersten Platz in dem System wenigstens der großen Mehrzahl der Muscheln einnehmen sollte. Dabei ist aber nicht gesagt, daß diese Stammform in den jetzigen Nuculiden zu finden ist, diese sind vielmehr als etwas umgewandelte Nachkommen derselben aufzufassen.

Was Solenomya betrifft, ist diese Form unzweifelhaft den Nuculiden nahe verwandt und wahrscheinlich, wie von Pelseneer (46) in Detail ausgeführt ist, als ein eigentümlich differenzierter Zweig von denselben abzuleiten.

II. Arca-Gruppe.

A. Typische Formen.

Unter den primitivsten Formen, die ich untersucht habe, lassen sich Arca, Modiola, Lithodomus und Mytilus wegen der großen Uebereinstimmung in dem Kiemenbau zu einer natürlichen Untergruppe vereinen.

Bei allen gehören die Ctenidien dem filamentären Typus an, und bei allen sind die interfilamentären Verbindungen ausgebildet in der Form von Wimperscheiben, die unmittelbar auf der Seite des Filamentes sitzen. Faltung und Differenzierung der Filamente fehlen. Im übrigen gehen die Formen auseinander.

Bei Arca sind die Kiementräger stark ausgebildet und ragen am hinteren Ende frei in die Atemhöhle hinein. Die aufsteigenden Pseudolamellen sind mit keinen benachbarten Körperteilen verwachsen. Am oberen Rande derselben sind die Filamente hakenförmig umgebogen, sowohl beim äußeren als beim inneren Blatte, und nur durch Cilien zusammengehalten. Es kann also kein marginales Gefäß vorhanden sein, und der Kreislauf ist ein doppelter in jedem Filament, wie von Bonnet (2) beobachtet wurde, die Filamentgefäße sind dementsprechend durch ein Septum geteilt. Nach v. Haren (20) sind die Kreislaufsverhältnisse andere bei A. glacialis, bei welcher die oberen Enden der aufsteigenden Filamentschenkel ausnahmsweise verschmolzen sind und ein Gefaß enthalten. Eine marginale Rinne fehlt bei beiden Blättern. In betreff der interlamellären Verbindungen sind meine Beobachtungen in Uebereinstimmung mit den Angaben von Kellogg (26) für A. pexata. Die Verbindungen sind als breite Membranen ausgebildet, die doch hohl sind und einen abgeplatteten Blutraum enthalten, welcher Bonnet (2) bei A. Noae entgangen zu sein scheint. Diese Blutbahn steht in offener Verbindung mit dem Lumen der Filamentschenkel. Die membranartigen Verbindungen, welche etwa an jedem vierten Filament entwickelt sind, erstrecken sich von der Umbiegungsstelle bis ungefähr zum ersten Drittel der Höhe zwischen den Filament-

schenkeln hinauf; von da werden sie nach oben fortgesetzt in der Form einer flügelartigen Erweiterung des absteigenden Schenkels. Bei A. barbata und Pectunculus beschreibt Pelseneer (46 S. 188) die Kiemen als „sans union aucune entre les feuillets", was als ein Ausnahmefall aufzufassen ist, wenn nicht eine irrtümliche Angabe vorliegt.

Bei Mytilus sind die Kiemenachsen schwach entwickelt. Die kopfartigen oberen Enden der aufsteigenden Filamentschenkel sind verschmolzen und von einem Gefäß durchbohrt, und zwar bei beiden Blättern. Dem entsprechend ist der Kreislauf nur in einer Richtung in dem Filamentgefäß, welches nicht geteilt ist, obgleich Spuren von einem Septum in den von Peck (43) beschriebenen „numerous irregular bands" zu erkennen sind. Eine Verwachsung der aufsteigenden Pseudolamellen mit Mantel und Körper ist an den Enden der Kiemenblätter gleichfalls zu erkennen, aber nur für eine sehr kurze Strecke. Beide Blätter sind mit einer tiefen marginalen Rinne versehen. Die interlamellären Verbindungen sind nicht membranartig, sondern bestehen aus einzelnen Strängen, die sich manchmal in der Einzahl, manchmal zu zwei oder drei zwischen den Schenkeln eines Filaments erstrecken. Posner (48), Peck (43), Sabatier (49), Bonnet (2), Sluiter (51) und Pelseneer (46) gegenüber muß ich mit aller Bestimmtheit behaupten, daß jede Verbindung ein Blutgefäß enthält, das mit dem Blutraum beider Filamentschenkel in Zusammenhang steht, und dessen Wandung sich in diejenige der Filamentgefäße fortsetzt. Auf Schnittserien habe ich wiederholt dieses Gefäß in seiner ganzen Länge und mit zahlreichen in ihm enthaltenen Blutkörperchen konstatieren können. In den meisten Fällen war selbstverständlich auf jedem Schnitt nur ein Teil desselben sichtbar. Nur ausnahmsweise wurde die Verbindung so genau der Länge nach getroffen, daß man das Gefäßlumen in seiner vollen Ausdehnung auf einem einzigen Schnitt sehen kann.

Zwischen Arca und Mytilus hält Modiola die Mitte. Über die Kiemen dieser interessanten Form habe ich gar keine Angaben in der Litteratur auffinden können, wie auch für die sich sehr nahe anschließende Gattung Lithodomus. In dem Habitus der Kiemen und in den Cirkulationsverhältnissen finden wir eine ziemliche Uebereinstimmung mit Mytilus. Nur sind die Verwachsung der Kiemen mit Körper und Mantel und die marginale Rinne der beiden Kiemenblätter etwas weniger ausgesprochen. In der Ausbildung der interlamellären Verbindungen dagegen stimmt Modiola vollkommen mit Arca überein.

In Bezug auf den Kiemenbau läßt sich denn Modiola als Verbindungsglied zwischen Arca und Mytilus einschalten. Wir können hieraus einen Schluß auf die phylogenetische Stellung der Gattung machen, sofern die Betrachtung der übrigen Organsysteme nicht zu widersprechenden Resultaten führt. Dies ist in der That nicht der Fall. Niemand wird daran zweifeln, daß Modiola und Mytilus sehr nahe verwandt sind, und auch zwischen Modiola und Arca ist keine sehr große Lücke. Bezüglich der Weichteile finden wir den größten Unterschied darin gegeben, daß Arca streng homomyar ist, Modiola und Mytilus dagegen heteromyar. Diese Thatsache kann aber nicht sehr ins Gewicht fallen, wenn wir bedenken, daß die Heteromyarier überhaupt auf einen homomyaren Stamm zurückzuführen sind. In den Charakteren der Schale erweist sich Modiola wieder als Mittelform. Wenn auch die Aehnlichkeit mit Mytilus am auffälligsten ist, so erinnert doch der Habitus der Schale, wie auch die starke braune Epidermis, sehr an einige Arca-Arten. Bei Arca liegt der Wirbel subcentral, bei Mytilus vollkommen terminal. Der Wirbel von Modiola nimmt eine subterminale Lage ein.

Daß Arca das primitivste, Mytilus das höchstdifferenzierte Glied dieser Reihe ist, ist schon aus der Kiemenstruktur zu vermuten. Der gesamte Habitus der Kiemen weist darauf hin, und ebenso die Ausbildung der interlamellären Verbindungen. Auf den ersten Blick könnte man zwar denken, die strangförmigen Brücken von Mytilus seien primitiver als die membranartigen Verbindungen von Arca. Doch scheint die entgegengesetzte Ansicht a priori viel wahrscheinlicher, obgleich es immer noch an einem vollen Nachweis fehlt. Nach den embryologischen Untersuchungen von Lacaze Duthiers (28) sind die aufsteigenden Filamentschenkel als die umgebogenen freien Enden der primären absteigenden Schenkel aufzufassen. Bei dieser Umbiegung konnte eine membranartige Verbindung zwischen den zwei Schenkeln entstehen, um sich später in vereinzelte Stränge aufzulösen. Dagegen wäre die direkte Entstehung dieser vereinzelten Stränge zwischen den freistehenden Filamentschenkeln schwieriger zu erklären.

Die Schloßstruktur liefert keine bestimmten Anhaltspunkte. Das taxodonte Schloß von Arca ist zweifelsohne ein sehr primitives. Die Zahnlosigkeit bei den Mytiliden könnte aber ein noch primitiverer Typus sein. Gegen diese Ansicht spricht die auffallende Verlagerung des Wirbels und die gleichzeitige Rückbildung des vorderen Adductors. Wahrscheinlich ist das zahnlose Schloß durch

Rückbildung aus dem taxodonten Typus abzuleiten. Die totale Uebereinstimmung der paläontologischen Ergebnisse mit dieser Erklärung der Reihenfolge liefert das Endglied des Beweises, denn Arca ist schon aus dem Silur nachgewiesen, Modiola aus dem Devon und Mytilus erst aus der Trias.

Der Ausgang der Gattung Arca und demnach Modiola und Mytilus ist zweifelsohne unter den nuculoiden Formen zu suchen, vielleicht nach der Ansicht Neumayr's (40) in den uralten Nuculites nnd Praearca. Für die nahe Verwandtschaft der Arciden und Nuculiden spricht besonders die komplette Uebereinstimmung in der Beschaffenheit des Schlosses — eine Uebereinstimmung, die Neumayr zu einer Vereinigung dieser Formen in die Ordnung der Taxodonten führte. Einige Arciden schließen sich den Nuculiden noch enger dadurch an, daß sie einen zu einer Kriechsohle verbreiterten Fuß besitzen (Pelseneer [46]).

Nur in Bezug auf die Kiemenstruktur scheinen Nucula und Arca durch eine breite Lücke getrennt zu sein. In einer schematischen Darstellung der phylogenetischen Entwickelungsreihe der Kiemen hat es Pelseneer (44) für nötig gehalten, hier ein hypothetisches Verbindungsglied einzuschalten, bei welchem die Blättchen schon zu langen Filamenten ausgebildet sind, aber noch nicht umgebogen zur Bildung der aufsteigenden Schenkel. In der That kommt diese Ausbildung der Kiemen in der Natur bei wenigstens drei von Dall (9) beschriebenen Formen vor, Arca ectomata, Amusium Dalli, und Dimya, wovon die erste zu der jetzt besprochenen Gruppe angehört. Die zwei letzteren, die weiter unten wieder zu erwähnen sind, muß man sicherlich als rückgebildete Formen auffassen, und wahrscheinlich nach der Ansicht Grobben's (17) auch die erste. Aber ohne auf diese Frage einzugehen, für deren Entscheidung die Angaben noch zu dürftig sind, müssen wir in diesen drei ähnlichen Formen einen Hinweis auf einen solchen Kiementypus in der phylogenetischen Entwickelungsreihe erkennen; denn die Rückbildung verfolgt bekanntlich öfters dieselbe Bahn, die von der aufsteigenden Entwickelung eingeschlagen wurde. Eine weitere Bestätigung erhält diese Ansicht in der Ontogenie von Mytilus (Lacaze Duthiers [28]) und Ostrea (Jackson [24] u. a.). Bei diesen beiden Muscheln kommt eine Entwickelungsform, wenn auch nur vorübergehend, vor, in welcher das Kiemenblatt durch eine Reihe von langen, aber noch nicht umgebogenen Filamenten repräsentiert ist. Die zwischen Kammkieme und typischer Fadenkieme existierende Lücke ist somit keine so große, als sie auf

den ersten Blick erscheint, und ist schon in hohem Maß ausgefüllt.

Wenn man somit eine nahe Verwandtschaft von Nuculiden und Arciden annehmen muß, so muß man auf der anderen Seite doch mit Rücksicht auf die Siphonenbildung und die Verlagerung des Ligaments annehmen, daß beide Familien zwei divergierende Entwickelungsreihen von einer gemeinsamen nuculoiden Stammform darstellen, wobei die Nuculiden von der Stammform entschieden weniger abgewichen sind als die Arciden.

Es wird vielleicht auffallen, daß ich in Verbindung mit dieser Gruppe Anomia nicht besprochen habe, deren Kiemenbau in der That noch einfacher ist als derjenige von Arca. Ich halte es aber für wahrscheinlich, daß die Einfachheit in diesem Fall keine ursprüngliche ist, sondern das Resultat von Rückbildung. Die Gründe für diese Ansicht werde ich bei Besprechung der Pectiniden und verwandten Formen anführen, zu welcher Gruppe Anomia wahrscheinlich gezählt werden muß.

B. Dreissensia.

Trotz der auffallenden Abweichung in Bezug auf den Kiemenbau muß man die eigentümliche Gattung Dreissensia zu den Mytiliden rechnen. Die Kiemenstruktur, die sich an den bei den Najaden so bekannten Typus sehr nahe anschließt, ist von Peck (43) und Jannsens (25) genau beschrieben und abgebildet worden. Hier seien die Hauptcharaktere kurz zusammengefaßt. Die Kiemen gehören den lamellösen Typus an. Sie sind vollkommen glatt und zeigen keine Differenzierung der Filamente. Die aufsteigenden Lamellen beider Blätter sind gänzlich verschmolzen mit Mantel und Körper, die Kloake und Atemhöhle sind dadurch ganz getrennt. Das innere Blatt trägt eine gut ausgebildete marginale Rinne, das äußere Blatt dagegen gar keine. Interfilamentäre Verbindungen sind merkwürdig stark ausgebildet, was der Lamelle einen sehr festen Bau verleiht.

Die Festigkeit wird noch vermehrt durch die sehr starke Ausbildung des Stützskelettes der einzelnen Filamente und die Stärke und Häufigkeit der interlamellären Verbindungen. Letztere sind in der Form von hohlen Platten ausgebildet, deren Hohlräume so viele Querstränge und Züge von Bindegewebe enthalten, daß die Verbindungen vielleicht besser als mit Epithel überzogene Platten von sehr lakunärem Gewebe zu erklären sind. Diese

plattenartigen Verbindungsbrücken erstrecken sich eine größere oder kürzere Strecke vom freien Kiemenrand nach oben, zwischen den Schenkeln eines Filamentes. In der Nähe des freien Randes sind sie bei fast jedem Filamente vorhanden; in mittlerer Höhe bleibt eine Verbindung bei etwa jedem sechsten oder siebenten Filament erhalten.

Zu dieser großen Abweichung der Kiemenstruktur von jener der typischen Mytiliden gesellen sich eine Reihe anderer Eigentümlichkeiten in der Anatomie von Dreissensia. So z. B. hat VAN BENEDEN (1) bei Aufstellung dieser Gattung darauf aufmerksam gemacht, daß die Visceralganglien verwachsen sind, während sie bei Mytilus getrennt liegen, daß die Retractoren des Fußes anders angeordnet sind, daß der Mantel stark verwachsen und zu kurzen Siphonen ausgezogen ist; und daß das Ovar gänzlich in dem Eingeweideknäuel eingeschlossen ist, statt sich in den Mantel hinein zu erstrecken. Der Hauptunterschied in Bezug auf die Schale wurde auch von ihm notiert, nämlich das Vorhandensein einer Schalenlamelle unter dem Wirbel, woran sich der kleine vordere Schließmuskel inseriert. In der letzten Zeit hat TOURENG noch zwei Eigentümlichkeiten dieser Gattung beschrieben. Erstens (53) findet sich ein supplementäres Ganglion auf jeder Seite im Verlaufe des Cerebrovisceralkonnektivs vor; und zweitens (54) ist die hintere Aorta vorhanden und zeigt das merkwürdige Verhältnis, daß sie das Rectum in ihrem Lumen enthält. Nach SABATIER und MÉNEGAUX (citiert von TOURENG) fehlt dieses Gefäß bei anderen Mytiliden.

Diese Merkmale von Dreissensia sind von verschiedenen Autoren sehr verschieden verwertet worden, und dementsprechend wurde die systematische Stellung sehr verschieden angegeben. Einerseits zählt sie VAN BENEDEN (1) zu den Mytiliden, trotz aller Abweichungen, und behauptet (S. 209): „En effet cet animal a tout le fond de l'organisation des moules et ne peut être placé dans une autre famille." Anderseits schreibt DESHAYES (11, S. 631): „Si nous comparons les animaux des Dreissenides à ceux des Mytilacées, nous trouverons entre eux des différences aussi considérables que si nous établissions la comparaison entre des Buccardes et des Moules, par exemple, o u t o u t a u t r e g e n r e appartenant à l'ordre des Acéphalés dimyaires." Dieser Autor stellt Dreissensia in die Nähe der Veneriden. PELSENEER (46) rechnet die Gattungen Dreissensia und Mytilus sogar zu verschiedenen Unterklassen — Eulamellibranchiata und Filibranchiata; doch ist die Trennung

nicht so erheblich, als es scheinen möchte, denn die Ordnung der Submytilacea, zu welcher Dreissensia gezählt ist, soll die primitivste der Eulamellibranchiaten sein und ihren Ursprung direkt aus den Mytiliden nehmen.

Was ist bei diesem Widerspruch der Ansichten für richtig zu halten? Betrachten wir zunächst die oben erwähnten Merkmale etwas mehr im Detail. Ueber die abweichende Beschaffenheit des Nervensystems und die Retractoren des Fußes habe ich wenig anzuführen. Beide Organe sind mir vergleichend-anatomisch zu wenig bekannt. Es sei hier nur erwähnt, daß die Anordnung der Ganglien ein Unikum darzustellen scheint, das nach keiner Richtung hin Anknüpfungspunkte an andere Gattungen bietet. In Bezug auf die hintere Aorta kann ich keine vollkommen befriedigenden Beobachtungen mitteilen, aber die Untersuchung meiner Serien von Frontalschnitten durch komplette kleine Tiere von Mytilus, Modiola und Dreissensia zeigt eine größere Uebereinstimmung von Mytilus mit Dreissensia als mit Modiola. Bei der letzten Form ist die Abwesenheit einer hinteren Aorta zweifellos. Das Herz ist schräg von unten und vorn nach oben und hinten vom Rectum durchbohrt und hinten plötzlich abgestutzt, ohne irgend welche Spuren von einem hinteren Gefäß zu zeigen. Bei Mytilus und Dreissensia liegt der Darm fast in der Achse der Herzkammer. Diese nimmt nach hinten sehr allmählich an Größe ab, und ihre Wandung ist eine ziemliche Strecke weit als eine eng sich anschmiegende, zarte Hülle um den Darm zu erkennen. Ihr eventuelles Schicksal, und ob sie sich zu einer wirklichen hinteren Aorta verlängert, war an meinen Präparaten nicht mit Sicherheit zu erkennen. Freilich bedürfen diese Beobachtungen weiterer Ergänzung, aber sie scheinen darauf zu deuten, daß in diesem Punkt kein so prinzipieller Unterschied zwischen Mytilus und Dreissensia besteht.

Die Lage der Geschlechtsorgane bei den typischen Mytiliden ist eine ganz außergewöhnliche, die, soweit mir bekannt ist, sonst nur bei den Anomiiden vorkommt. Die Lage bei Dreissensia ist dagegen charakteristisch für fast die ganze Klasse der Muscheln, und nach den Angaben über Nuculiden und Arciden wohl als die ursprüngliche aufzufassen. Dieses Merkmal spricht vielleicht gegen eine Abstammung von den Mytiliden, kann aber als ein atavistischer Rückschlag auf den primitiven Typus erklärt werden. Es bedarf auch einer vollständigeren Untersuchung der typischen Mytiliden,

ob bei allen Formen die Ovarien im Mantel liegen. Den übrigen zwei Abweichungen kann man sehr wenig Gewicht zuschreiben.

Wie oben erwähnt wurde, hat die Verwachsung der Mantelränder eine nur sehr untergeordnete Verwertbarkeit in der Systematik. Dazu ist, nach Stoliczka (52), diese Verwachsung den typischen Mytiliden keineswegs so ganz fremd. Vielmehr ist sie bei Crenella und ihren nächsten Verwandten schon angedeutet. Weiter macht dieser Autor darauf aufmerksam, daß die marine Gattung Septifer, deren Weichteile mir unbekannt sind, eine Uebergangsform in Bezug auf die Ausbildung der Schalenlamelle unter dem Wirbel darstellt.

Aus dem Angegebenen geht somit hervor, daß einige der Abweichungen der Gattung Dreissensia von den typischen Mytiliden durch Uebergänge vermittelt werden, daß andere an und für sich wenig verwertbar sind. Aber noch wichtiger in Bezug auf die systematische Stellung dieser Form ist die Thatsache, daß die Abweichungen auf keine nahe Verwandtschaft mit irgend welcher anderer Familie deuten.

Nur in Bezug auf die Kiemenstruktur ist die Uebereinstimmung mit den Najaden, wie oben erwähnt, eine höchst auffallende. Doch soviel ich weiß, ist Sharp (50) der einzige Autor, der eine nahe Verwandtschaft zwischen diesen Formen erkennen will, aber auch er ist nicht für eine Trennung der Mytiliden und Dreissensia, denn er glaubt, daß die Najaden weiter nichts als Süßwasser-Mytiliden sind. Nach der Kiemenstruktur wäre dies eine leichte Lösung der Frage, aber abgesehen von diesem Merkmal, fehlt eine Übereinstimmung der Najaden und Dreissensia vollkommen.

In Zusammenhang mit dieser höchst auffallenden Aehnlichkeit der Kiemenstruktur von Dreissensia und den Najaden gewinnt eine Aehnlichkeit mit einer anderen Süsswasser-, resp. Brackwasser-Gruppe doppelte Bedeutung. Unter den gewöhnlich mit kurzen Siphonen versehenen Cardiiden beschreibt v. Vest (56) einige merkwürdige Formen (Monodacna, Adacna etc.) aus dem Brackwasser des Schwarzen und Caspischen Meeres. Diese Gattungen sind unter anderem besonders charakterisiert durch die Entwickelung von sehr langen Siphonen. Gerade diese doppelte Analogie mit entfernt stehenden Süß- und Brackwasser-Muscheln — einerseits mit den Najaden, andererseits mit Adacna und Monodacna — zusammen mit dem Fehlen von Anknüpfungspunkten an andere Gattungen außer den Mytiliden, bietet die Lösung des Rätsels, welches die Herkunft der Dreissensien uns bietet. Denn nach

meiner Ansicht handelt es sich bei Dreissensia um nichts anderes als um eine durch Anpassung an Brack- und Süßwasser stark umgewandelte Mytilide. Meine Exemplare waren aus dem Tegeler See bei Berlin, also aus vollkommen süßem Wasser. Höchst interessant wäre eine genaue Untersuchung von derselben Gattung aus ihrer ursprünglichen Heimat, dem Brackwasser des Caspischen Meeres, oder von der scheinbar nahe verwandten marinen Gattung Septifer. Möglicherweise sind hier Uebergangsformen zu treffen.

III. Pecten-Gruppe.

A. Typische Formen.

Charakteristisch für diese Gruppe ist eine ausgesprochene Faltung der Kiemen und eine sehr starke Differenzierung der Grenzfilamente. Diese Merkmale kommen zu voller Geltung bei den meisten Pecten-Arten, Meleagrina, Avicula, Lima und Ostrea. In anderen Punkten gehen diese Formen auseinander.

In Bezug auf Pecten finde ich mich in fast vollkommener Uebereinstimmung mit den Angaben und Abbildungen von Kellogg (26). Bei den drei von mir untersuchten Arten sind keine wichtigen Unterschiede im Kiemenbau zu erkennen. Die Achsen der filamentären Kiemen sind zu starken halbmondförmigen Kiementrägern ausgebildet. Die aufsteigenden Pseudolamellen sind nur etwa zwei Drittel so breit wie die absteigenden und endigen ganz frei in der Atemhöhle. Die oberen Enden der aufsteigenden Filamentschenkel sind keulenartig verdickt und nur durch ineinander greifende Cilien vereinigt. Dementsprechend sind die Filamentgefäße durch ein Septum geteilt und enthalten einen doppelten Blutstrom. Die marginale Rinne, schwach entwickelt bei dem äußeren Blatt, fehlt vollkommen beim inneren. Dies ist der einzige mir bekannte Fall, wo diese Rinne beim äußeren Blatt stärker ausgebildet ist als beim inneren. Die Kiemen sind stark gefaltet; jede Falte besteht aus etwa 10—16 Filamenten, abgesehen von den Grenzfilamenten. Die Zwischenfilamente sind merkwürdig fein und ziemlich gleich untereinander, nur sind die mittleren eines Bogens ein wenig dicker. Die Grenzfilamente sind entschieden stärker und mit einem auffallend verdickten Stützskelett versehen. An der äußeren Oberfläche der Lamelle sind sie so stark in die Breite gezogen, daß der Querschnitt die Gestalt eines T annimmt, dessen Stamm nach dem Innern der Lamelle gerichtet ist. In dem unteren Teil des Kiemenblattes

sind die zwei Schenkel eines jeglichen Grenzfilamentes durch eine interlamelläre Verbindung vereinigt, die genau mit demselben Gebilde bei Arca vergleichbar ist, also aus einer dünnen, hohlen, blutführenden Platte besteht. Diese interlamellären Verbindungen, welche nur bei den Grenzfilamenten vorkommen, sind von Pelseneer (46, S. 200) als „unions conjonctives et épithéliales, mais non vasculaires“ falsch beschrieben. Diese Verbindungen erstrecken sich bis zu etwa der halben Höhe der aufsteigenden Schenkel, verschwinden dann vollkommen. Oberhalb des oberen Randes der aufsteigenden Pseudolamelle sind die absteigenden Schenkel der Grenzfilamente mit sehr komplizierten flügelartigen Erweiterungen versehen, die wohl mit den weit einfacheren Bildungen bei Arca zu vergleichen sind. Dieselben sind von Bonnet (2) beschrieben, aber in keiner befriedigenden Weise. An einem isolierten Filament erkennt man, daß der freie Rand des Flügels stark verdickt ist. Die zwischen diesem verdickten Rand und dem Filamentschenkel im engeren Sinne liegende Partie ist sehr zart und dünn, und in eine Reihe unregelmäßiger Falten geworfen. Es sieht aus, als ob dieser Teil etwas zu groß wäre für seinen aus den umgebenden festeren Teilen bestehenden Rahmen. In dem verdickten Rande kommt ein förmliches Gefäß vor, und auch die dünne gefaltete Partie ist hohl, einen stark abgeplatteten Blutraum enthaltend. Dieser Blutraum kommuniziert einerseits mit dem Gefäß des Randes, anderseits mit dem Lumen des Filamentes. Dieses ganze kommunizierende System von Bluträumen muß wohl als das Homologon des einfachen Filamentgefäßes erklärt werden, wie es bei den wenig erweiterten Zwischenfilamenten vorkommt. Die interfilamentären Verbindungen werden durch Wimperscheiben hergestellt. Sie weichen aber etwas von den bei Arca unter diesem Namen besprochenen Gebilden darin ab, daß sie nicht direkt und unmittelbar auf den Seiten der Filamente sitzen, sondern, wie von Bonnet (2), Kellogg (26) und Pelseneer (46) beschrieben ist, von zapfenförmigen, sich nach dem Inneren des Blattes erhebenden Fortsätzen derselben getragen sind.

Nach den nicht sehr vollständigen Angaben von Pelseneer (46) sollen Meleagrina und Avicula in ihrer Kiemenstruktur eine fast komplette Uebereinstimmung mit Pecten aufweisen; nur soll bei ihnen die aufsteigende Pseudolamelle des äußeren Blattes mit ihrem oberen Rande mit dem Mantel verwachsen sein. Nach demselben Autor (46) und Jackson (24) sind die Kiemen bei Lima

nur daran von denen bei Pecten zu unterscheiden, daß die Wimperscheiben durch blutführende interfilamentäre Verbindungen ersetzt sind. Bei dieser Form, wie bei Pecten, behauptet Pelseneer, daß die interlamellären Verbindungen keine Blutbahn enthalten.

Ostrea unterscheidet sich etwas auffallender von den bisher besprochenen Formen. Die beste mir bekannte Beschreibung der Kiemen dieser Gattung ist diejenige von Kellogg (26), mit welcher meine Beobachtungen vollkommen übereinstimmen. Weniger befriedigend sind die Abhandlungen von Sluiter (51) und Bonnet (2).

Die Kiementräger sind leidlich ausgebildet, aber die aufsteigenden Lamellen sind bei dieser Form am oberen Rande vollkommen verwachsen, jene der äußeren Blätter mit dem Mantel, jene der inneren Blätter miteinander, nicht nur hinten, sondern auch vorn, wo ihre verschmolzenen Ränder auch an dem rückgebildeten Körper angewachsen sind. Beide Blätter sind mit einer marginalen Rinne versehen, welche beim inneren etwas tiefer ist als beim äußeren Blatt. Die Faltung ist stärker ausgebildet als bei Pecten, die Bögen höher und schmäler. In jedem Bogen stehen etwa ein Dutzend untereinander fast gleiche Zwischenfilamente, die sich aber von den Grenzfilamenten scharf unterscheiden. Letztere sind sehr ähnlich ausgebildet wie bei Pecten und noch größer, aber an Querschnitten nicht ganz so auffallend T-förmig ausgezogen.

Das Stützskelett ist sehr stark verdickt. In der Nähe des freien Randes des Kiemenblattes steht eine interlamelläre Verbindung zwischen den Schenkeln eines jeglichen Grenzfilamentes, wie es von Bonnet abgebildet wurde. Nach oben zu lösen sich die Verbindungen eine nach der anderen auf, und zwar zunächst auf die Weise, daß jede zweite Verbindung verloren geht. In diesem Kiementeil — etwa Drittelhöhe — sind die Verbindungen dementsprechend durch je zwei Bögen voneinander getrennt. Noch höher in dem Blatte wiederholt sich diese Auflösung jeder zweiten Verbindung. Dadurch entsteht jene von Kellogg abgebildete Anordnung, bei welcher vier Bögen zwischen je zwei Verbindungen vorhanden sind. Spuren dieser aufgelösten Verbindungsbrücken bleiben noch im obersten Teil des Blattes erhalten in der Form von dicken wulstartigen Erweiterungen der Grenzfilamente. In Bezug auf diese Auflösung der alternierenden Verbindungen sowohl wie auf ihre Struktur nähert sich Ostrea auffallend den später zu besprechenden Veneriden. Diese Verwachsungen unterscheiden sich anderseits auffallend von den zarten hohlen Platten,

die bei Pecten vorkommen. Sie nehmen dieselbe Lage ein, sind aber stark verdickt und bestehen aus reichlichem lakunären Gewebe, worin einige Bluträume sich durch ihre Größe auszeichnen. Nur in den aufgelösten Verbindungen finde ich diese Bluträume zu zwei scharf begrenzten regelmäßigen Gefäßen entwickelt, wie Sluiter sie bei O. edulis für jede Verbindung beschreibt. Die interfilamentären Verwachsungen sind auch vaskulär und sehr stark entwickelt. Wegen der hohen, schmalen Gestalt der Riffe oder Bögen werden die zwei Seiten eines jeden einander sehr genähert. Dadurch gelangen die starken interfilamentären Verbindungen in Berührung, verlieren ihre ursprüngliche Stranggestalt und verwachsen zu blutführenden Böden, die senkrecht zu den Filamenten gestellt sind und den von den Filamenten des Riffes umsäumten Hohlraum in eine Reihe übereinander stehender Etagen trennen, wie es besonders gut an Flächenschnitten zu konstatieren ist. Diese Ausbildung der interfilamentären Verbindungen werden wir auch bei einer Anzahl weit entfernt stehender Formen, wie Psammobia, wiedertreffen.

In Bezug auf die Kiemenstruktur allein wäre Pecten selbst als die primitivste Form zu erkennen unter denjenigen Muscheln, die ich zu der Pectengruppe vereinigt habe. Dieser sehr nahe verwandt wären einerseits Avicula und Meleagrina, anderseits Lima. Die letzte wäre aber nicht in derselben Entwickelungsreihe mit Avicula und Meleagrina zu vereinigen. Bei Ostrea ist die Abweichung von diesen Formen so groß, daß es beim Fehlen von Zwischenformen unmöglich ist zu entscheiden, ob eine Verwandtschaft mit Avicula oder mit Pecten besteht.

In der Verwachsung der Ränder der aufsteigenden Lamellen, angedeutet bei Avicula und vollständig ausgeführt bei Ostrea, können wir vielleicht eine erwähnungswerte Verbindung dieser zwei Formen erkennen. Jedenfalls ist Ostrea eine sehr hoch differenzierte Form, deren Angehörigkeit zu dieser Gruppe doch keineswegs in Zweifel gezogen werden kann. Aus den oben erwähnten Anklängen an den Bau der Veneriden und Psammobia würde es niemand wagen auf eine phylogenetische Verwandtschaft zu schließen.

Nach meiner Meinung stellt die oben auf die Kiemenstruktur basierte Reihenfolge die wirkliche phylogenetische Entwickelungsreihe dar. Zur Stütze dieser Ansicht möchte ich nur noch zwei weitere Merkmale anführen. Das erste ist die Lage des Herzens,

wie sie von Pelseneer (46) angegeben wird. Das ursprünglichste Muschelherz soll dorsal vom Darm gelegen sein, wie bei Nucula. Bei der großen Mehrzahl, der Muscheln und darunter Pecten und Lima, ist die Herzkammer vom Darm durchbohrt. Bei Ostrea und Meleagrina hat das Herz eine noch andere Lage, die sonst nur bei Teredo bekannt ist, nämlich ventral vom Darm. Es ist klar, daß diese Anordnung nicht direkt aus dem bei Nucula vorkommenden Typus abzuleiten ist, sondern vielmehr als eine weitere aus den gewöhnlichen Verhältnissen entstandene Entwickelungsform aufgefaßt werden muß. Bei Avicula und einigen anderen Aviculiden sollen wir sogar Uebergangsformen finden, bei welchen das Herz nicht mehr durchbohrt, aber ans Rectum noch angewachsen ist. Das Studium des Herzens führt somit zu derselben Entwickelungsreihe wie das Studium der Kiemen.

Eine weitere Bestätigung erhält meine Ansicht durch die Angaben von Jackson (24), der die Pecten-Gruppe sehr eingehend bearbeitet hat, hauptsächlich in Bezug auf die embryonalen Charaktere der Schale. Aus seinen Untersuchungen schließt er mit aller Bestimmtheit, daß die Pectiniden und Aviculiden aus einer gemeinsamen Form abstammen, die er in der silurischen Gattung Rhombopteria finden will. Von den Aviculiden leitet er die Ostreiden, von den Pectiniden die Limiden ab, wieder genau dieselbe Reihenfolge, die ich oben auf Grund des Kiemenbaues aufgestellt habe.

Bei Pecten sind die ursprünglichen Charaktere des Ctenidiums am meisten erhalten geblieben. Diese Form ist somit besonders zu berücksichtigen bei der Feststellung der Herkunft der ganzen Gruppe.

Es sind hier drei Möglichkeiten gegeben. Die Gruppe könnte aus den Mytiliden, aus den Arciden, oder aus den Nuculiden entstanden sein; und in der That ist jede dieser Abstammungen schon behauptet worden.

Für die Ableitung aus den Mytiliden sprach sich Pelseneer in einer früheren Schrift (44) aus. Später hat er (46) seine Ansicht insoweit verändert, als er nur die Aviculiden und Ostreiden aus den Mytiliden ableiten will, die Pectiniden dagegen aus den Arciden.

Diese an und für sich unwahrscheinliche doppelte Herkunft wird von Jackson (24) stark bestritten, der aus der großen Uebereinstimmung in Bezug auf die Ontogenie der Schale bestimmt auf

eine gemeinsame Abstammung schließt. Dafür spricht auch nach meiner Meinung die Kiemenstruktur.

Ebenso unhaltbar erscheint mir die Ableitung von den Mytiliden. Zu ihren Gunsten wird es in das Feld geführt, daß die Mytiliden und einige den Aviculiden verwandte Formen, namentlich die Perniden, einen ähnlichen Habitus aufweisen. Dabei ist aber zu bemerken, daß die Perniden verhältnismäßig junge Muscheln sind, und daß man eine Verbindungsform nicht da, sondern unter den uralten echten Aviculiden, resp. unter den Pectiniden, zu suchen hat. Weiter spricht die Paläontologie bestimmt dafür, daß die Aviculiden sowohl wie auch die Pectiniden ältere Formen sind als ihre vermeintlichen Vorfahren, die Mytiliden.

Jackson (24), der sich stark gegen eine Vereinigung der Avicula-Pecten-Gruppe mit den Mytiliden ausspricht, schließt auf eine Ableitung aus einer nuculoiden Stammform. Nach der Kiemenstruktur wäre dies die zweite Möglichkeit, denn die höchst primitive Kammkieme der Nuculiden kann zur Urform für alle anderen Typen dienen. Und in der That existiert kein Zweifel, daß die Nuculiden die Ureltern der Aviculiden sind. Die einzige Frage ist, ob wir keine der dazwischen vermittelnden Generationen auffinden können.

Nach meiner Ansicht sind die Arciden gerade solche vermittelnde Formen. Jackson hat diese Familie wenig berücksichtigt, ich halte es aber für wahrscheinlich, daß die embryonalen Schalen bei den Nuculiden und Arciden sehr ähnlich sind. In fast allen anderen Merkmalen finden wir einen Hinweis auf die Arciden als Stammform der Aviculiden und Pectiniden. Die Kiemen dieser Formen sind leicht als eine weitere Differenzierung, besonders in Bezug auf die Faltung und die Verstärkung der Grenzfilamente, auf den Arca-Typus zurückzuführen. Der heteromyare, resp. monomyare Charakter, die Zahnlosigkeit und die schon erwähnte Lage des Herzens lassen sich leicht von den primitiveren Verhältnissen bei Arca ableiten. Kurz gefaßt, weiß ich nur einen wichtigen Punkt, worin die Arciden einen weiter differenzierten Zustand aufweisen als die Avicula-Pecten-Gruppe. Nämlich bei einer Abteilung der letzteren, den Pectiniden, soll die Vereinigung der Ausführwege der Geschlechtsorgane und Nieren nach Pelseneer (46) eine vollkommenere, also primitiver ausgebildet sein als bei Arca. Bei Ostrea dagegen sollen diese Beziehungen in Übereinstimmung mit derjenigen bei den Arciden sein. Die erwähnte

Anordnung bei den Pectiniden wäre demgemäß leicht als eine atavistische Rückbildung zu erklären. Nach der obigen Erörterung halte ich es für gerechtfertigt, die Aviculiden und ihre Verwandten für Abkömmlinge der Arciden zu halten, deren Entwickelung bis zu einem gewissen Grad jener der Mytiliden parallel verläuft, aber vollkommen unabhängig bleibt.

B. Rückgebildete Formen.

Im Vorhergehenden habe ich wegen der Klarheit nur die typisch ausgebildeten Formen behandelt.

Unter den Pectiniden sind zwei stark rückgebildete Formen bekannt, Pecten groenlandicus und Amusium Dalli, die dadurch interessant sind, daß sie nach meiner Ansicht etwas Licht auf die Abstammung der so merkwürdigen Anomia werfen. Bei Pecten groenlandicus behalten nach v. Haren (20) die Filamente ihre umgebogene Gestalt, aber die interlamellären Verbindungen sind vollkommen verloren gegangen. Von den Wimperscheiben ist nur eine erhalten, an der Umbiegungsstelle des Filamentes. Bei Amusium Dalli beschreibt Dall (9) einen noch höheren Grad der Rückbildung. Die aufsteigenden Filamentschenkel sind total verschwunden, wie auch die letzten Spuren der Wimperscheiben. Jedes Ctenidium besteht also aus einer doppelten Reihe freistehender, gerader Filamente. Da diese Formen zweifellos zu den Pectiniden gehören, so besteht in dieser Familie eine ausgesprochene Tendenz zur Rückbildung.

An Pecten groenlandicus schließt sich Anomia im Bau ihrer Kiemen sehr nahe an. Zu den Angaben von Pelseneer (46) habe ich wenig hinzuzufügen. Die Kiementräger sind stark ausgebildet und halbmondförmig, Träger und Kiemenblätter der linken Seite sind etwas größer als diejenigen der rechten. Die Kiemenblätter sind vollkommen glatt. Eine marginale Rinne fehlt vollkommen sowohl beim äußeren als beim inneren Blatt. Die Filamente sind merkwürdig klein und untereinander völlig gleich. Von interlamellären und interfilamentären Verwachsungen sind keine Spuren zu beobachten. Die aufsteigenden Pseudolamellen der inneren Kiemenblätter verwachsen miteinander am oberen Rande ihrer ganzen Länge nach, und hier kommt notwendigerweise eine Verschmelzung der Filamente vor. Die entsprechenden Lamellen der äußeren Blätter endigen frei in der Atemhöhle. Am oberen Rande dieser Lamellen werden die Filamentenden zu langen Haken um-

gebogen und zu einem festen, nach unten hängenden Saum vereinigt, der aus lakunärem Gewebe besteht und keine Spur von seinem Ursprung aus verschmolzenen Filamenten erkennen läßt. Diesen Saum hat Lacaze-Duthiers (27, S. 15) als eine fünfte Lamelle beschrieben, „une lamelle très petite, qui forme réellement une cinquième lame". In diesem oberen Rande verläuft ein Längsgefäß. Dementsprechend ist der Kreislauf in den Filamentgefäßen wohl ein einfacher, wie bei Mytilus. Doch kommt ein zartes Septum in jedem Filamentgefäß vor.

Der Habitus der Kiemen bei Anomia erinnert sehr an Pecten, wie auch die auffallende Feinheit der Filamente. Die Gleichheit der Filamente und der glatte Charakter der Kiemenblätter sowohl, wie das Fehlen von interlamellären und interfilamentären Verwachsungen könnten auf einen viel primitiveren Zustand deuten. Demzufolge leitet Pelseneer (46) Anomia direkt aus den Solenomyiden ab und hält sie für die ursprünglichste Form unter den Fadenkiemern. Ich halte diese Schlußfolge nicht für bewiesen. Der einfache Bau der Anomia-Kieme kann auch durch Rückbildung entstanden sein. Denn er erinnert an den Kiemenbau derjenigen Pectiniden, bei denen es nicht zweifelhaft sein kann, daß Rückbildungszustände vorliegen. Ich halte jedoch die ausschließliche Berücksichtigung der Kiemenstruktur nicht für genügend beweiskräftig, um eine bestimmte Meinung auszusprechen.

Wenn wir andere anatomische Merkmale zum Vergleich heranziehen, kommen wir auch zu keinem endgiltigen Resultat. Einen ursprünglichen Charakter von Anomia erblickt Pelseneer in der dorsalen Lage des Herzens und dem Vorkommen eines einzigen Arterienstammes, „bulbe aortique", zwei Merkmalen, bei denen eine Uebereinstimmung mit den Nuculiden zu erkennen ist. Anderseits sind der monomyare Charakter, die fast totale Rückbildung des Fußes, die eigentümliche Entwickelung der „Kalkscheibe" und die Perforierung der Schale Eigenschaften, die eher auf einen ziemlich hohen Grad der Differenzierung deuten. Freilich aber sind diese meist solche ganz eigentümliche und allein stehende Charaktere, daß sie keinen bestimmten Beweis in Bezug auf die Verwandtschaft liefern können.

Das wichtigste Zeugnis findet man in den Angaben von Jackson (24) über den Prodissoconch. Diese embryonale Schale soll eine sehr auffallende Uebereinstimmung mit den Pectiniden aufweisen, woraus dieser Autor mit ziemlicher Bestimmtheit auf eine phylogenetische Verwandtschaft schließt. Nach Jackson's Angaben

soll sich Dimya in der Ontogenie der Schale sehr eng an Anomia anschließen. Ueber die Weichteile dieser Muschel habe ich nur die Beschreibung der Kiemen von Dall (9) auffinden können. Diese Form zeigt den höchsten bekannten Grad der Rückbildung der Kiemen. Das äußere Blatt ist verloren gegangen, wie auch die aufsteigenden Filamentschenkel des inneren Blattes. Die allein erhalten gebliebenen absteigenden Schenkel sind ohne irgend welche Verbindung miteinander. Wenn diese Form, wie gewöhnlich angenommen wird, Anomia sehr nahe verwandt ist, liefert sie durch Analogie eine weitere wichtige Andeutung, daß die Einfachheit der Anomia-Kieme durch Rückbildung zu erklären ist, daß sie also von den Pectiniden entsprungen ist. Vorläufig halte ich daher die Ableitung von den Pectiniden immerhin noch für die wahrscheinlichste, obgleich mehrere Thatsachen dagegen sprechen.

IV. Astarte-Gruppe.

Eine weitere sehr einfache Kiemenform ist diejenige der Astartiden, unter welchen Astarte selbst am primitivsten gebaut ist. Für diese Gattung habe ich keine genauen Angaben in der Litteratur gefunden. In mancher Hinsicht stimmt sie mit Cardita vollkommen überein. Bei beiden ist die Kiemenachse zu einem besonderen an Arca erinnernden Träger ausgebildet; bei beiden ist das innere Kiemenblatt mit einer schwachen marginalen Rinne versehen, welche aber beim äußeren Blatt vollkommen fehlt. Die Filamente sind vollkommen gleich, liegen in einer Ebene und sind durch vasculäre, interfilamentäre Verbindungen vereinigt, welche aber sehr zart sind und durch große Zwischenräume getrennt werden. In Bezug auf die interlamellären Verwachsungen unterscheiden sich beide Formen ein wenig von einander. Bei Astarte ist die Verbindung durch kurze, gefäßhaltende Balken vermittelt, die von einem Filamentschenkel direkt zum nächsten hinübertreten. Bei Cardita dagegen sind dieselben zu Wülsten entwickelt, welche auf der Innenfläche einer Lamelle meist parallel den Filamenten liegen, um sich erst später abzulösen und schräg zur anderen Lamelle hinüberzutreten. Ein weiterer Unterschied besteht in dem Grad der Verwachsung der Kiemen mit benachbarten Körperteilen. Wie schon von Pelseneer (46) angegeben ist, ist diese Verwachsung bei Cardita vollkommen ausgeführt, so daß Kloake und Atemhöhle gänzlich getrennt sind. Bei Astarte dagegen scheint die Verwachsung der aufsteigenden Lamellen der

inneren Blätter mit dem Körper nicht vollkommen zu sein. Hinter dem Körper sind diese Lamellen mit einander und mit der intersiphonalen Verwachsung des Mantels vereinigt.

Soweit ein Unterschied in der Kiemenbildung vorhanden ist, herrschen ursprünglichere Verhältnisse somit bei Astarte. Dabei ist nur zu bemerken, daß die scharf abgesetzten interlamellären Verwachsungen bei Cardita nicht zu verwechseln sind mit den dünnen, plattenartigen Gebilden bei Arca, die man als Verwachsungen der flügelartigen Erweiterungen der Filamentschenkel auffassen kann. Vielmehr sind dieselben als eine weitere Ausbildung der schon bei Astarte differenzierten Verwachsungsstränge zu erklären, eine progressive Entwickelung, die ihren Höhepunkt erst bei den noch zu beschreibenden komplizierteren Kiemenformen, z. B. Venus, Psammobia, findet.

Ich bin der Meinung, daß die Kiemenstruktur in diesem Fall mit der wirklichen phylogenetischen Reihenfolge vollkommen übereinstimmt, daß Cardita sich aus Astarte entwickelt hat. Der Ursprung der ganzen Familie ist in den Arciden zu erblicken.

Pelseneer dagegen meint, daß die langgestreckten mit Byssus versehenen Carditen (Mytilicardia) die ursprünglichen Formen sind und den Uebergang von den Mytiliden bilden. Diese Ansicht könnte sich darauf stützen, daß die Entwickelung der interlamellären Verbindungen bei Mytilus und den Astartiden eine gewisse Aehnlichkeit aufweist. Doch scheint mir die Pelseneer'sche Meinung ganz unhaltbar. Erstens stimmt die eben erwähnte Struktur der interlamellären Verbindungen bei Mytilus eher mit Astarte selbst, als mit Mytilicardia überein, während die Schalen von Mytilus und Astarte sehr abweichend sind. Wichtiger sind die Ergebnisse der Paläontologie, welche unzweifelhaft auf die Astarten als die ältesten Formen der Familie deuten. Diese sind schon aus dem Carbon bekannt, Cardita dagegen erst aus der Trias, und die langgestreckte Mytilicardia-Form (v. Zittel [58]) am allerspätesten aus dem Tertiär. Es ist weiter zu bemerken, daß die Astartiden überhaupt eine viel ältere Familie sind als die erst aus dem Devon nachgewiesenen Mytiliden. Während außerdem die Kiemen bei den Astartiden im allgemeinen höher differenziert sind als bei den Mytiliden, ist der Habitus derselben, namentlich in Bezug auf die Entwickelung der Kiementräger, eher primitiver.

Endlich, wie oben angeführt wurde, sind der heteromyare Charakter und die Zahnlosigkeit der Mytiliden nach meiner An-

sicht keine primitiven Zustände, sondern die Resultate einer langen Rückbildung. Es wäre somit die Ableitung der Astartiden aus den Mytiliden nur durch erneute Entwickelung dieser rückgebildeten Organe zu erklären, was im höchsten Grade unwahrscheinlich ist.

Gegen die Abstammung von den Arciden kann man hauptsächlich die weite Lücke hervorheben, die in Bezug auf den Schloßbau beide Formen trennt. In der That ist der Unterschied zwischen dem rein heterodonten Schloß von Astarte und dem taxodonten der typischen Arciden (Arca Noë) ein sehr auffallender, welcher aber zum Teil verschwindet, wenn wir andere weniger typische Formen zum Vergleich wählen. Unter den ausgestorbenen Muscheln giebt es, nach Neumayr (40), eine Reihe von Formen, Ctenodonta, Palaearca und Cypricardites, die den Uebergang von den Taxodonten zu den Heterodonten bilden. Mit dem Ausfüllen dieser Lücke in Bezug auf die Schloßstruktur kann die Ableitung der Astartiden von den Taxodonten mit ziemlicher Sicherheit angenommen werden. Unter den letzteren deuten alle Merkmale, sowohl der Kiemen und anderer Weichteile, wie auch der Schale und des Schlosses, auf die Arciden als die Stammform dieser primitiven Heterodonten.

V. Venus-Gruppe.

A. Typische Formen.

Eine sehr eng zusammenhängende Gruppe bilden nach ihren Kiemen die Gattung Cyprina und die Veneriden, wobei Cyprina wohl als eine Uebergangsform zu den primitiveren Typen zu halten ist.

Bei den Veneriden finden wir typische Riffkiemen mit mäßig starken Bogen. Bei Venus verrucosa sind je 30—40 Filamente zur Bildung eines Riffs zusammengruppiert; bei Cytherea sind die Filamente etwas zahlreicher, und bei Venus mercenaria soll die Zahl nach Kellogg (26) bis auf 70 steigen. Die Zwischenfilamente sind alle gleich untereinander, und die Grenzfilamente sind nur durch eine sehr schwache Erweiterung ausgezeichnet. Die interfilamentären Verbindungen sind ziemlich aufgebläht, bestehen aber aus zartem Gewebe, das einen großen, mit den Filamentgefäßen in offener Verbindung stehenden Blutkanal umgiebt. Zwischen je zwei Riffen oder Falten finden sich

interlamelläre Verbindungen in der Form dicker, sich vom oberen zum unteren Rande erstreckender Platten, die aus stark lakunärem Bindegewebe bestehen, worin 1 oder 2 große Gefäße ausgebildet sind. Von den großen, blutführenden Aussackungen dieser Verbindungen, die nach KELLOGG (26) manche der Kiemenfächer bei V. mercenaria fast ganz ausfüllen, habe ich bei V. verrucosa und Cytherea keine Spur finden können. Dagegen sind meine Beobachtungen mit den seinigen in Übereinstimmung in Bezug auf das Vorhandensein eines solchen mit spärlichem Bindegewebe umgebenen Sinus in der Mitte jedes Bogens, wo die Lamelle zu einem sekundären Wellenthal eingefaltet ist. Diese Auswüchse der zwei Lamellen sind einander genähert, doch soll nach KELLOGG keine Verwachsung stattfinden, was auch in mittleren und oberen Kiemenpartien der Fall ist. Dagegen, wenigstens bei allen von mir genau studierten Formen kommt eine Verschmelzung dieser Auswüchse zu echten interlamellären Verbindungen in dem unteren Teil des Blattes vor. Diese Verbindungen und die entsprechenden Einfaltungen der Kiemenlamellen bezeichne ich als sekundäre; die anderen erst besprochenen dagegen als primäre. Die sekundären Verwachsungen sind unter anderem daran von den primären zu erkennen, daß sie gar keine Erweiterung der mit ihnen verbundenen Filamente verursachen, doch verschwindet der Unterschied vollkommen in der Nähe des freien Blattrandes, wo die primären Grenzfilamente wie die sekundären den Zwischenfilamenten vollkommen gleichen.

Diese großen Gefäße zwischen den primären interlamellären Brücken wurden von SLUITER (51) beschrieben, ihre Verwachsung aber nicht bemerkt. BONNET (2) bildet einen Querschnitt von Venus (Cytherea) chione ab, ohne irgend welche Differenzierung von primärer und sekundärer Einfaltung darzustellen. Die Schwäche der Faltung und die kleine Zahl der in jedem Riff stehenden Filamente (20—30) machen es wahrscheinlich, daß der Schnitt in der Nähe des Randes geführt wurde, wo die zweierlei Faltungen und Verwachsungen einander gleichen. Danach würden seine Bogen den halben Bogen meiner Darstellung entsprechen.

In der Struktur der Kiemen schließt sich Tapes nahe an Venus und Cytherea an. Petricola ist auch unzweifelhaft auf denselben Typus zurückzuführen, zeigt aber einige Eigentümlichkeiten, besonders einen hohen Grad von Unregelmäßigkeit. Die Abweichungen bei dieser Form sind vielleicht durch ihre bohrende Lebensweise zu erklären.

In dem Grade der Verwachsung der Kiemen mit Nachbarteilen unterscheidet sich Petricola ein wenig von den anderen Arten; denn die Verwachsung bei dieser Form und dementsprechend die Trennung der Kloake und Atemhöhle ist eine vollkommene, während bei Venus und Cytherea, und wahrscheinlich bei Tapes eine Spalte zwischen dem inneren Kiemenblatt und dem Körper vorkommt. Bei allen Formen verwachsen die Ctenidien hinter dem Körper miteinander und mit der intersiphonalen Mantelpartie. Die aufsteigende Lamelle des äußeren Blattes wird bei allen Formen als ein auffallender dorsaler Anhang fortgesetzt. Bei Cytherea ist nur das innere Blatt mit einer marginalen Rinne versehen. Bei Petricola und Tapes dagegen ist diese bei beiden Blättern wohl ausgebildet. Venus nimmt eine mittlere Stelle ein; die eine Art, V. verrucosa, schließt sich an Cytherea an, die andere, V. mercenaria, an Tapes und Petricola.

In der feinen Kiemenstruktur finden wir demnach kein bestimmtes Zeugnis für die phylogenetische Reihenfolge. Im allgemeinen sind die Verschiedenheiten verschwindend klein. Nur in der Verwachsung der Kiemen mit dem Körper und in der Gestalt der freien Ränder sind einige Andeutungen gegeben, nach welchen wir schließen müßten, daß Cytherea die ursprünglichste Form ist und Venus der Uebergang zu Tapes und der weiter specialisierten Petricola. In der That stimmt diese Anordnung vollkommen mit den Angaben Neumayr's (40) über die Schloßstruktur und mit dem paläontologischen Alter der Gattungen. Diese Reihenfolge können wir ohne weiteres als höchst wahrscheinlich annehmen.

Zwischen den Veneriden und den mit glatten Kiemen versehenen Astartiden bildet Cyprina den Uebergang. Die Kiemenachsen sind stark ausgebildet, an Astarte erinnernd. Die aufsteigende Lamelle des äußeren Blattes ist zu einem großen dorsalen Anhang fortgesetzt wie bei den Veneriden. Diese Lamelle ist dementsprechend am oberen Rand durch die ganze Länge festgewachsen; die aufsteigenden Lamellen der inneren Blätter verschmelzen miteinander hinter dem Körper, bleiben aber frei von hier bis in die Nähe des vorderen Kiemenrandes. In Bezug auf die Verwachsung ist die Uebereinstimmung vollkommen, einerseits mit den primitiven Veneriden (Cytherea), anderseits mit den primitiven Astartiden (Astarte).

Die Blätter sind zu den Riffkiemen zu rechnen, aber die

Faltung ist weniger stark ausgeprägt als bei den Veneriden, besonders bei dem äußeren Blatte. Die interfilamentären Verbindungen sind stark und nahestehend. Die interlamellären Verbindungen sind von demselben Typus wie bei Venus; bei dem inneren Blatt ist sogar ein Unterschied von primären und sekundären Verbindungen bemerkbar, der aber nicht so auffallend ist wie bei Venus, und beim äußeren Blatt fast gänzlich fehlt. Hier erinnert die Anordnung der Verbindungen sehr an Cardita, obgleich dieselben viel stärker ausgebildet sind. Beide Blätter sind mit einer schwachen marginalen Rinne versehen.

In ihrer Kiemenbildung schließt sich Cyprina also am nächsten an die Veneriden an, zeigt aber eine weniger fortgeschrittene Entwickelung und einen Anklang an die Astartiden. Nur in der Ausbildung der marginalen Rinne bei dem äußeren Blatt kommt ein Merkmal vor, das auf eine höhere Entwickelungsstufe hindeutet. Diesen Charakter halte ich für unwichtig und variabel, obgleich er unter einer Reihe sehr nahe verwandter Formen, wie der eben besprochenen Veneriden, einige Aushilfe darbieten kann. Parallel mit der Entwickelung der Kiemen läuft die Verwachsung der Mantelränder. Bei den Astartiden fehlen Siphonen, bei Cyprina sind diese sehr kurz, und erst bei den Veneriden sind sie gut ausgebildet.

Wie stimmen die Merkmale der Schale mit dieser Reihenfolge überein? Ueber die Abstammung der Veneriden von den Cypriniden kann kein Zweifel existieren. Die Verhältnisse hat v. Zittel (58, S. 109) bei Besprechung der Veneriden folgendermaßen ausgedrückt: „In der Juraformation (vielleicht schon in der Trias) erscheinen die ersten meist klein und dünnschaligen Arten, die größtenteils zu Cytherea gehören. Sie sind schwer von den mitvorkommenden Cypriniden zu unterscheiden, ja die Gattung Pronoe besitzt Merkmale, welche beide Familien eng miteinander verknüpfen.“ Ihm schließt sich Neumayr (40) vollkommen an.

In Bezug auf den Zusammenhang von den Cypriniden und Astartiden glaubt Neumayr (40), daß die letzteren aus den ersteren abzuleiten sind. In diesem Fall wäre es nötig, die Astarte-Kieme als eine rückgebildete Form zu erklären, was nicht unmöglich ist, aber dadurch unwahrscheinlich wird, daß die ältesten Astartiden die einfachsten, die jüngeren Formen (Cardita) dagegen die komplizierteren Kiemen besitzen. Wie stützt nun aber Neumayr seine Ansicht? Auf S. 760 schreibt er: „Bei der Erörterung der Frage, welcher Typus unter den Heterodonten als der ursprüng-

lichste betrachtet werden solle, können offenbar nur die an Pleurophorus und Cypricardia anschließenden Formen oder die mit Curtonotus verwandten Astartiden in Frage kommen.“ Die Astartiden läßt er wegfallen, hauptsächlich wegen des Fehlens oder der sehr schwachen Entwickelung von Lateralzähnen, in Zusammenhang mit der Thatsache, „daß weitaus das älteste Heterodonten-Schloß, das wir näher kennen, dasjenige von Anadontopsis Milleri Meek, mit deutlichen Lateralzähnen ausgestattet ist“. Dagegen habe ich zweierlei hervorzuheben. Erstens sind die Seitenzähne Schloßelemente, welche in hohem Maße variabel sind und worauf man kein so großes Gewicht legen darf. Ihre Variabilität hat Neumayr selbst bei den Mesodesmiden hervorgehoben. Zweitens sind Seitenzähne keineswegs so selten bei den Astartiden. So z. B. kommt bei Astarte corrugata ein deutlicher vorderer und hinterer Seitenzahn in jeder Klappe vor. Die Abstammung der Cypriniden wäre nach meiner Ansicht am besten aus solchen mit starken Lateralzähnen versehenen Astartiden zu denken. Aus diesen primitiven Astartiden wären anderseits diejenigen Arten durch Rückbildung abzuleiten, bei welchen schwache oder keine Seitenzähne vorkommen. In diesem Zusammenhange ist interessant, daß die wichtigen, von Neumayr zu den Cypriniden gerechnete Gattung Pleurophorus und namentlich Anadontopsis von anderen Autoren, wie v. Zittel (59), direkt zu den Astartiden gezählt werden.

Aus dieser Unsicherheit in der Abgrenzung beider Familien geht deutlich hervor, daß die Cypriniden und Astartiden einen gemeinsamen Ursprung besitzen. In welche Familie die ausgestorbenen Verbindungsformen eingereiht werden sollen, dies festzustellen, ist Sache der Paläontologie. Vorläufig ist es gerechtfertigt nach der Anatomie der Weichteile, besonders der Kiemen, die Astartiden als dem Urtypus der Heterodonten am nächsten stehend aufzufassen.

B. Donax- und Tellina-Reihe.

An den Veneriden-Typus schließen sich zwei Reihen von Muscheln an, welche in ihren Anfangsgliedern eine große Aehnlichkeit mit demselben aufweisen, aber am Ende zu höchst abweichenden Formen führen. In der ersten Gruppe stehen unter den von mir untersuchten Formen nur drei Arten von Donax, wonach ich dieselbe als die Donax-Reihe bezeichne. Die andere Gruppe enthält Psammobia, Tellina, Capsa und Scrobicularia. Diese wird

nach einem typischen Glied die Tellina-Reihe genannt. Asaphis ist wahrscheinlich als eine Verbindungsform einerseits beider Reihen untereinander, anderseits mit den Veneriden aufzufassen.

Ich bespreche zunächst die gleichmäßigere Donax-Reihe. In dem Habitus der Kiemen stimmen die drei Arten, D. serra, politus und trunculus, wesentlich überein. Die Kiemenachse ist schwach entwickelt. Die aufsteigende Lamelle des äußeren Blattes setzt sich als ein großer dorsaler Anhang fort und verwächst am oberen Rande mit der Uebergangslinie vom Körper und Mantel. Die Unvollkommenheit der Verwachsung bei meinem einzigen Exemplare von D. sena war fast unzweifelhaft durch Zerreißung entstanden. Bei dieser Art ist die entsprechende Lamelle des inneren Blattes auch am oberen Rande vollkommen verwachsen, aber bei D. politus und trunculus ist die Kiemenlamelle eine lange Strecke frei von dem Körper, wie konstatiert wurde, sowohl an Schnitten als durch das Untersuchen mehrerer vollständiger Tiere. Bei allen Arten verwachsen die Kiemen hinter dem Körper miteinander und mit dem Mantel zwischen den Siphonen. In der Gestalt der freien Blattränder zeigen die drei Formen drei verschiedene Ausbildungszustände: bei D. trunculus fehlt die marginale Rinne gänzlich oder ist nur schwach angedeutet beim inneren Blatt; bei D. politus ist die Rinne deutlich entwickelt beim inneren Blatt, fehlt aber noch beim äußeren; bei D. serra endlich ist eine ausgeprägte Rinne bei jedem Blatte vorhanden.

In Bezug auf die feine Struktur der Kiemen unterscheiden sich die drei Arten auffallend voneinander. Bei D. serra ist der Bau auf den Venus-Typus zurückzuführen. Die Kiemen sind stark gefaltet; die hohen Bogen können bis zu 40 Filamente enthalten. An Querschnitten fällt auf, daß die Wellenthäler breit und flach sind. Die Riffe sind dagegen verhältnismäßig schmal und zeigen keine Spur der sekundären Einfaltung, die bei Venus so auffallend war. Doch ist hierin kein prinzipieller Unterschied gegeben. In der That sind die zwei Formen vollkommen in Übereinstimmung zu bringen. In der Mitte eines jeden Bogens kommt ein scharf begrenztes, mit spärlichem Bindegewebe umgebenes Gefäß zum Vorschein, das mit dem entsprechenden Gebilde bei den Veneriden vergleichbar ist. Diese Gefäße sind viel kleiner als diejenigen der Veneriden. Daß sie trotzdem mit jenen homolog sind, geht daraus hervor, daß sie paarweise, aber erst in der Nähe des freien Blattrandes zu sekundären interlamellären Brücken

verschmelzen. Die primären, interlamellären Verbindungen sind auffallend langgestreckt in der Richtung von einer Lamelle zur anderen. Bei dem inneren Blatt kommen neben kleinen Lakunen gewöhnlich mehrere größere Blutkanäle in jeder Verbindung vor, bei dem äußeren in der Regel, obgleich mit vielen Ausnahmen, ein einziges Gefäß, welches sich nahe an die absteigende Lamelle anschmiegt. Wegen der hohen, schmalen Gestalt der Riffe sind die stark entwickelten interfilamentären Brücken zu hohlen, blutführenden Querböden ausgebildet, wie oben bei Ostrea geschildert wurde.

Bei D. trunculus anderseits ist fast gar keine Faltung zu erkennen. Die interlamellären Verbindungen sind alle gleich entwickelt. Diese Verbindungen gehören dem Typus an, den wir bei den Riffkiemen kennen gelernt haben, entstehen also aus reichem, lakunärem Gewebe. In der Regel ist ein großes Gefäß in jeder Verbindung differenziert, und diese Gefäße zeigen eine Neigung, sich alternierend an die zwei Lamellen anzuschmiegen. Die interfilamentären Verbindungen, haben die primitive Gestalt wie bei Astarte und Cardita, sind aber stärker entwickelt.

Die Mitte zwischen den beschriebenen zwei Arten nimmt D. politus ein. Die Kiemen sind leidlich gefaltet. Die Bogen, welche aus nur etwa 15 Filamenten zusammengesetzt sind, sind breit und niedrig, nur etwa ein Drittel so hoch wie breit. Die Verwachsungen zeigen mehr Aehnlichkeit mit D. trunculus als mit D. serra.

In den drei Formen, Donax trunculus, politus und serra, sehen wir eine Formenreihe, bei welcher man an eine progressive Differenzierung zugleich in der feinen Struktur der Kiemen, der Entwickelung der marginalen Rinne und der Verwachsung mit dem Körper denken könnte. Ich glaube dennoch, daß die wirkliche phylogenetische Reihenfolge gerade die umgekehrte ist, daß die einfache D. trunculus sich aus der komplizierten D. serra durch Rückbildung entwickelt hat. Die Gründe für diese Ansicht können wir besser betrachten nach der Besprechung der nach meiner Meinung sich parallel entwickelnden Tellina-Reihe.

Am Anfang dieser Reihe steht Psammobia, bei welcher die Kiemen sowohl im Bezug auf den Habitus wie auch in der feinen Struktur so auffallend mit denen von Donax serra übereinstimmen, daß man kaum an einer wirklichen Verwandtschaft zweifeln kann. Die Verwachsung der aufsteigenden Kiemenlamellen mit Körper und Mantel ist eine komplette, die Kloake und Atemhöhle also

vollkommen getrennt. Das äußere Blatt ist mit einem dorsalen Anhang versehen. — Der freie Rand des inneren Blattes besitzt eine ausgesprochene marginale Rinne; beim äußeren Blatt dagegen ist die Rinne kaum angedeutet. Die Habitus-Charaktere dieser Kiemenform sowohl wie die Aehnlichkeit zu Donax wurden schon von DESHAYES (12) hervorgehoben. Querschnitte durch die Kiemenblätter haben auf den ersten Blick ein anderes Aussehen als bei Donax serra, aber in der That sind genau dieselben Elemente vorhanden. Nur sind die Riffe bei Psammobia nicht ganz so hoch und entschieden breiter als bei Donax, die Einfaltungen dementsprechend schmäler und winklig. Die in der Mitte der Bogen befindlichen Gefäße sind größer als bei der Donax-Form und in der Nähe des freien Kiemenrandes, wo sie zu sekundären interlamellären Verbindungen verschmelzen, ziemlich unregelmäßig, wodurch manchmal 2 oder 3 solche sekundäre Verwachsungen innerhalb eines Bogens entstehen. Die primären interlamellären Verwachsungen sind ziemlich dick und aufgebläht, einen großen Blutkanal enthaltend. In dem oberen Teile des Kiemenblattes schnürt sich diese Verwachsungsbrücke in der Mitte ein, wobei eine Hälfte des sich teilenden Blutkanals jeder Lamelle eng anschließt; aber erst unmittelbar am oberen Rande löst sich die dazwischen gebliebene bindegewebige Verbindung auf. Die interfilamentären Verbindungen sind wie bei Donax serra zu hohlen Querböden entwickelt, deren Blutraum einerseits mit den Filamentgefäßen, andererseits mit dem Gefäß der aufgelösten sekundären interlamellären Verbindung in offener Kommunikation steht. Endlich ist bei Psammobia eine schwache Differenzierung der Grenzfilamente zu bemerken. Dieselben sind ziemlich erweitert und die Hälften des Stützskelettes etwas auseinandergezogen. An der äußeren Kante sind sie ein wenig ausgeschnitten.

Der Kieme von Psammobia und Donax serra sehr ähnlich ist die Kieme von Asaphis. Wegen der nicht befriedigenden Konservierung meines Materiales kann ich jedoch keine genaueren Angaben darüber geben.

Höchst abweichend von Psammobia, in Struktur und Habitus der Kiemen, erscheint Tellina.

In Bezug auf die Struktur schließt sich die zweifellos nahe verwandte Capsa an Tellina eng an, während der Habitus der Kiemen weniger eigentümlich ist. Gehen wir also von dieser Form aus. Bei Capsa ist das innere Blatt normal entwickelt, besteht also aus den gewöhnlichen zwei Lamellen. Das äußere Blatt

ist stark rückgebildet, wobei die Rückbildung hauptsächlich die absteigende Lamelle getroffen hat. Die aufsteigende Lamelle ist dagegen über die Ansatzlinie des Ctenidiums zu einem großen Anhang ausgebildet. Die Verhältnisse lassen sich in der Weise ausdrücken, daß man sagt, es kommt ein rückgebildetes Blatt in Zusammenhang mit einem normal entwickelten Anhang vor. Bei diesem schmalen, aufgeblähten Blatt ist keine marginale Rinne vorhanden; beim inneren Blatte ist die Rinne deutlich entwickelt.

Der Uebergang von dieser Anordnung zu jener von Tellina ist ein leichter. Bei letzterer Gattung ist das innere Blatt wie bei Capsa normal ausgebildet und mit deutlicher marginaler Rinne versehen. Beim äußeren Blatte ist die Rückbildung weiter fortgeschritten. Bei den meisten Arten ist dieses Blatt auf eine einzige Lamelle reduziert, die nach oben geschlagen und am oberen Rande mit dem Körper fest verwachsen ist. Diese Verhältnisse haben Valenciennes (55) und Deshayes (12) schon richtig erklärt, während Fischer (14) behauptet, daß überhaupt nur ein Blatt vorhanden ist. Das äußere Blatt erklärt dieser Autor als einen Anhang (appendice) des inneren ausgebildeten Blattes, wie er bei dem äußeren Blatt der Donaciden vorkommt. Das Irrtümliche in dieser Ansicht geht daraus hervor, daß bei den Donaciden und anderen mit einem Kiemenanhang versehenen Formen die Filamente des Kiemenblattes im engeren Sinne sich in den Anhang ohne Unterbrechung fortsetzen. Bei Tellina dagegen sind die Filamente des nach unten hängenden Blattes mit denen der nach oben geschlagenen Lamelle nicht kontinuierlich. Diese Unterbrechung der Filamente liefert den vollen Nachweis, daß diese einzige Lamelle als ein Rest des rückgebildeten äußeren Blattes zu erklären ist. Es ist möglich, daß eine Spur der zweiten Lamelle am unteren Rande dieses rückgebildeten Blattes bei T. planata zu erkennen ist, wie von Valenciennes behauptet wurde. Doch konnte ich diese Thatsache an meinen Präparaten nicht mit Sicherheit konstatieren. Bei T. crassa giebt dieser Autor an, daß das äußere Blatt vollkommen verloren gegangen ist. Nach der Analogie der Kiemenbildung bei der nahe verwandten Gattung Capsa muß man wohl Ménégaux (35) gegenüber der Ansicht sein, daß die einzige bei Tellina erhaltene Lamelle die aufsteigende, die verloren gegangene dagegen die absteigende ist. Mit anderen Worten ist das Kiemenblatt selbst verschwunden; nur der dorsale Anhang ist erhalten geblieben.

In der Verwachsung der Kiemen hinter dem Körper stimmen

die zwei Gattungen überein, wie in der totalen Verschmelzung der aufsteigenden, resp. einzigen Lamelle des äußeren Blattes am oberen Rande. Bei Capsa bleibt eine offene Spalte, wenigstens bei meinen konservierten Exemplaren, zwischen dem inneren Kiemenblatt und dem Körper; bei Tellina dagegen ist die Verwachsung eine vollkommene.

Die Kiemenstruktur ist fast identisch bei den zwei Gattungen. Selbstverständlich vergleicht man am besten die gut entwickelten inneren Blätter, obschon die Struktur bei dem rückgebildeten Blatte eine ganz analoge ist. Von Faltung der Kiemenlamellen ist keine Spur vorhanden. Die Filamente sind alle vollkommen gleich. Verwachsungen, sowohl interfilamentäre wie interlamelläre, sind zahlreich und stark. Bei den ersteren ist das faserige Gewebe auffallend entwickelt. Die interlamellären Verwachsungsbrücken sind breit-plattenartig entwickelt und bestehen aus stark lakunärem Gewebe. In der Nähe des freien Randes beim inneren Blatt spannt sich eine solche Platte zwischen den Schenkeln eines jeglichen Filamentes. Nach oben zu hören die Verbindungsplatten eine nach der anderen und in sehr verschiedener Höhe auf, werden aber als irreguläre flügelartige Auswüchse der Filamentschenkel, namentlich der absteigenden, fortgesetzt. In den oberen Kiemenpartien verwachsen sie hie und da, ein unregelmäßiges, blutführendes Netz bildend, das die Lamellen ziemlich fest mit einander verbindet. Von dem primitiven Typus der Astartiden lassen sich diese Kiemenformen durch ihre Unregelmäßigkeit unterscheiden, die bei Capsa vielleicht etwas auffallender ist, als bei Tellina.

Scrobicularia, wie nach ihrer nahen Verwandtschaft zu erwarten ist, schließt sich in Bezug auf den Kiemenhabitus an Tellina sehr eng an. Die Rückbildung des äußeren Blattes ist ebenso hochgradig, wie bei den meisten Tellinen. Nur in dem Fehlen einer marginalen Rinne bei dem inneren Blatte läßt sich ein Unterschied erkennen. In der feineren Struktur kommen einige Abweichungen vor, obgleich der allgemeine Typus in beiden Fällen derselbe ist. Leider kann ich wegen unbefriedigender Konservierung meines Materiales keine detaillierte Vergleichung anstellen. Hier sei nur hervorgehoben, daß die interlamellären Verbindungen weniger zahlreich sind als bei Tellina, und dementsprechend etwas dicker, namentlich in der Nähe der absteigenden Lamelle (beim inneren Blatt). Hier sind sie öfters stark angeschwollen und enthalten ein förmliches Gefäß. Im allgemeinen sind die Kiemen bei Scrobularia noch unregelmäßiger gebaut als bei den vorhergehenden Formen.

Daß Capsa, Tellina und Scrobicularia sehr nahe verwandt sind, wird niemand in Frage stellen. Der Uebereinstimmung in dem Kiemenbau entspricht eine nicht weniger ausgesprochene Uebereinstimmung in anderen Charakteren der Weichteile und Schale. Dagegen zwischen dem Kiemenbau von diesen Formen und von Psammobia ist eine so große Lücke vorhanden, daß Systematiker, die den Kiemen ein überwiegendes Gewicht zuschreiben, genötigt sind, Psammobia weit von den anderen Gattungen zu trennen. Pelseneer (46) rechnet Tellina und Psammobia sogar zu verschiedenen und ziemlich entfernt stehenden Ordnungen, Tellina zu den Tellinacea, Psammobia zu den Myacea. Dabei ist es interessant, daß er die Donaciden auch zu den Tellinacea zählt, wodurch eben so verschiedene Kiementypen zusammengruppiert werden wie bei der Vereinigung von Psammobia mit den Tellinaden. Mit dem auffallenden Unterschied im Bau der Kiemen kontrastiert eine fast vollkommene Uebereinstimmung in anderen Merkmalen. Besonders stimmt die Schloßstruktur bei beiderlei Formen fast gänzlich überein. Ich halte es nun für ganz ungerechtfertigt, nur auf Grund der Kiemenstruktur zwei sonst so ähnlich ausgebildete Formen zu trennen. Vielmehr müssen wir daraus den Schluß ziehen, daß die Kiemenstruktur in diesem Fall ein ganz trügerisches Merkmal darstellt, das ohne die Kontrolle mittels anderer systematischer Charaktere zu einem vollkommen falschen Schluß führt. Die „Tellina-Reihe“ werde ich also als eine zusammenhängende Gruppe betrachten.

Nach dem Kiemenbau allein wäre es nicht unmöglich, die Donax-Reihe und Tellina-Reihe zusammen in eine Serie zu gruppieren, wobei Donax zwischen Psammobia und Capsa stehen müßte. So wäre die große Lücke zwischen Psammobia und Tellina zum Teil mit Uebergängen ausgefüllt. Diese Anordnung verträgt aber nicht die Kontrolle durch andere Merkmale. Der Habitus von Tier und Schale bei Donax würde die sonst ziemlich einheitliche Reihe stören, und in der Ausbildung des Schlosses finden wir einen weiteren Beweis dafür, daß die zwei Gruppen nicht zu einer zu vereinigen sind.

Auf den ersten Blick scheinen die Kardinalzähne bei Donax das symmetrische Spiegelbild jener bei Tellina darzustellen, ein Verhältnis, das eher auf einen getrennten als einen gemeinsamen Ursprung hinweisen würde. So kommt bei T. nitida in der linken Klappe ein einziger gespaltener Zahn vor, während in der

rechten Klappe zwei kleinere einfache Zähne vorhanden sind. Demgegenüber zeigt Donax trunculus in der linken Klappe zwei einfache Zähne, zwischen welche ein großer gespaltener Zahn der rechten Klappe sich einfügt. Dazu kommt aber in dieser Klappe bei D. trunculus und mehreren anderen Donax-Arten auch ein zweiter kleinerer vorderer Zahn vor. Ebenso bei vielen Tellina-Arten, Psammobia und Capsa ist ein zweiter Zahn hinten in der linken Klappe vorhanden. Die am stärksten entwickelten Schlösser der zwei Reihen enthalten somit genau dieselben Elemente, und die Verschiedenheit der zwei Typen ist nur auf eine verschiedene Ausbildung derselben Grundform zurückzuführen, wobei in der Tellina-Reihe der vordere Zahn der linken Klappe verstärkt wird, in der Donax-Reihe der hintere Zahn der rechten Klappe. In jedem Fall ist der zweite Zahn der betreffenden Klappe mehr oder weniger rückgebildet.

Aus diesen Thatsachen ist es klar, daß die Donaciden keineswegs als ein Mittelglied zwischen Psammobia und Tellina einzuschalten sind.

Während diese Angaben gegen eine direkte Vereinigung der Donax- und Tellina-Reihe sprechen, weisen sie ebenso bestimmt auf eine nahe Verwandtschaft derselben hin. Die Aehnlichkeit der Kiemen bei Donax serra und Psammobia wenn sie allein stände, könnte man leicht als eine Konvergenzerscheinung erklären. Da aber auch die Schloßstruktur der zwei Reihen sich so klar auf eine gemeinsame Grundform zurückführen läßt, kann man die Annahme einer konvergenten Entwickelung mit Sicherheit durch jene einer wirklichen phylogenetischen Verwandtschaft ersetzen.

Neumayr (40), der die Beziehungen des Schlosses besonders erörtert hat, erblickt in Asaphis gerade diese verbindende Grundform. Bei dieser Muschel finden wir in jeder Klappe zwei Kardinalzähne, die alle fast gleich stark entwickelt sind — einen indifferenten Schloßtypus darstellend, von welchem die divergenten Abweichungen bei Donax und Tellina leicht abzuleiten sind.

Die Kiemen bei Asaphis sind, wie oben erwähnt, sehr kompliziert und stark gefaltet. Nach der Neumayr'schen Anordnung denn sind die komplizierten Kiemenformen dieser Gruppe wirklich primitiver als die einfacheren, die letzteren also als Rückbildungserscheinungen anzusehen. Dies folgt auch mit Notwendigkeit in Bezug auf den Kiemenbau aus der nahen Verwandtschaft der Tellina- und Donax-Reihe. Wir haben schon gesehen, wie auffallend die Uebereinstimmung der Kiemen bei Asaphis, Donax serra

und Psammobia, wie leicht eine Verbindung der zwei Reihen durch diese Formen ist. Andererseits, wenn wir die einfachen D. trunculus und Tellina vergleichen, finden wir zwar, daß beide höchst einfach sind. Damit hört aber die Uebereinstimmung auf. In den Details sind die Verschiedenheiten viel ausgesprochener als die Aehnlichkeiten, wie leicht an den Abbildungen zu erkennen ist. Besonders auffallend ist der Unterschied im Habitus der Kiemen. Von einer direkten Verbindung dieser Formen auf Grund der Kiemenanatomie ist keine Rede.

Mit diesen Thatsachen in Uebereinstimmung stehen andere untergeordnete anatomische Charaktere, wie z. B. die Ausbildung der Siphonen und die Dicke der Schale. Es deuten also alle Merkmale darauf hin, daß die zwei Reihen mit jenen Gliedern konvergieren, bei welchen die Kiemenstruktur eine komplizierte ist, daß die durch einfachen Kiemenbau ausgezeichneten Formen die divergierenden Enden der Reihen darstellen.

Im Falle, daß die einfachen Kiemenformen durch Rückbildung entstanden sind, sollte man erwarten, daß an den einzelnen Muscheln Andeutungen der Rückbildung zu erkennen wären, obgleich eine rückgebildete Form oftmals eine täuschende Aehnlichkeit mit einer primitiven aufweist. In der That kommen solche Andeutungen vor. In der Donax-Reihe ist es freilich wenig, das darauf hinweist. Bei den drei von mir untersuchten Donax-Arten könnte die Reihenfolge ebenso gut eine progressive als eine regressive sein. Nur bei den Mesodesmiden, die Neumayr (40, S. 771) als „Donaciden mit innerem Ligament" bezeichnet, findet man ein Zeichen der Rückbildung. Die innerliche Lage des Ligamentes ist ein Charakter der höheren Differenzierung und macht es höchst wahrscheinlich, daß die Mesodesmiden sich aus den mit äußerem Bande versehenen Donaciden entwickelt haben. Nach Deshayes (12) sollen in der That die Kiemen der Mesodesmiden vollkommen glatt sein, während die Donaciden, ihre Vorfahren, zum Teil stark gefaltete Kiemen tragen. Der Schluß ist klar, daß die glatten Kiemen durch Rückbildung aus den gefalteten entstanden sind.

In Bezug auf die Tellina-Reihe ist der Nachweis viel bestimmter. Die oben erwähnte Unregelmäßigkeit der Kiemenstruktur deutet vielleicht auf Rückbildung hin, aber das Hauptgewicht legt man mit Recht auf den eigentümlichen Habitus des Ctenidiums. Das merkwürdig entwickelte äußere Kiemenblatt kann man nur als eine stark rückgebildete Form erklären. Es ist keineswegs

unnatürlich, daß diese Rückbildung im allgemeinen Habitus auch von einer entsprechenden Rückbildung in der feinen Anatomie der Kiemen sollte begleitet werden. Auch die Schale läßt einige Zeichen einer regressiven Entwickelung erkennen in ihrer Dünne und der parallel verlaufenden Abnahme der Stärke und der Zahl der Zähne.

Die Rückbildung sowohl der Schale wie auch der Kiemen erreicht ihren Höhepunkt bei gewissen Tellinen und Scrobicularia. Bei diesen Formen ist die Entwickelung der Siphonen eine ganz kolossale; und bei Scrobicularia erhält das Ligament eine innerliche Lage — zwei Merkmale, die zwar nicht auf Rückbildung, doch auf einen hohen Grad der Specialisation deuten.

Die phylogenetischen Beziehungen dieser Formen untereinander sind somit mit ziemlicher Sicherheit festzustellen. Dabei sei nur erwähnt, daß Neumayr (40) die Telliniden und Psammobia insoweit voneinander trennt, daß er sie für zwei unabhängig entstandene, obschon sehr nahe verwandte Seitenzweige von Asaphis erklärt, welchen Donax sich als ein dritter hinzugesellt. Mit der von mir durchgeführten Ableitung der Kiemen der Telliniden ist diese Ansicht ganz gut verträglich, denn nach Neumayr's Ansicht sind die Tellinen aus der in der Kiemenbildung mit Psammobia übereinstimmenden Asaphis abzuleiten.

Es bleibt noch eine Frage übrig. Wo stammt die Gattung Asaphis her? Die Uebereinstimmung mit den Veneriden in Bezug auf den Kiemenbau ist schon erwähnt und die Meinung ausgesprochen worden, daß diese Familie die Vorläufer der Tellina- und Donax-Gruppe enthält. Unter den Formen der Donax- und Tellina-Reihen beobachtet man eine allmähliche Abnahme der Schale, eine Reduktion der Kardinalzähne und eine progressive Verlängerung der Siphonen. Dementsprechend müßten ihre Vorfahren eine stärkere Ausbildung der Schale und des Schlosses, eine schwächere Entwickelung der Siphonen besitzen, was in der That bei den Veneriden vorkommt. Bei Tapes findet Neumayr (40) ein Schloß, das zu Asaphis führen soll. Die für die Veneriden schwache Ausbildung des Schlosses, besonders die Schmalheit der Schloßplatte, soll den Anfang der Rückbildung darstellen. Es sind jedoch immer noch drei Kardinalzähne in jeder Klappe vorhanden, wovon jeder vorderste schwach entwickelt ist. Die ungezwungenste und natürlichste Ableitung des Asaphis-Schlosses wäre dementsprechend nach meiner Ansicht durch die Annahme gegeben, daß der vor-

derste Zahn jeder Klappe verloren gegangen ist. Neumayr dagegen, gestützt auf die Form und Lage der Zähne, behauptet, daß die in dem Schema mit dem Sternchen bezeichneten Zähne verloren gehen, nämlich der zweite der rechten, der erste der linken Klappe. Ueber diesen Punkt kann nur die Untersuchung einer sehr großen Formenreihe und der Nachweis von Uebergangsformen einen bestimmten Entscheid liefern.

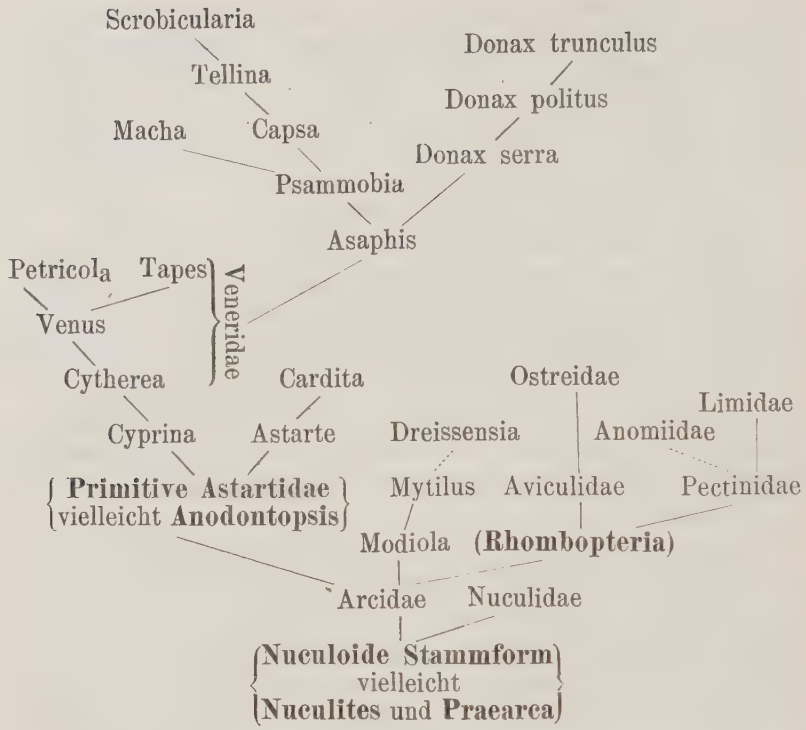
Mit der Wahl von Tapes zum unmittelbaren Vorfahren der Gattung Asaphis würde die starke Entwickelung der Siphonen und tiefe Mantelbucht bei jener Form gut übereinstimmen. Nach dem Bau der Kiemen dagegen scheint die Ableitung aus Cytherea oder Venus selbst natürlicher. Für die Entscheidung dieser Frage ist die Zahl der untersuchten Formen eine weitaus zu geringe. Vorläufig muß man mit der sicheren Annahme einer Abstammung von den Veneriden zufrieden sein und das Nähere unentschieden lassen.

Endlich sei noch die Gattung Macha kurz erwähnt, die sich sehr nahe an Psammobia anschließt und als ein daraus entstehender Seitenzweig aufzufassen ist. Merkwürdig ist nur die sehr ausgeprägte Faltung der Kiemen. Bei dieser Form bestehen die Bogen aus einer großen Anzahl Filamente und sind wenigstens dreimal so hoch wie breit. Sonst habe ich einen so hohen Grad der Riffbildung nur bei Cardium beobachtet.

Schlüsse.

Um meine Anschauungen über den phylogenetischen Zusammenhang der von mir untersuchten Lamellibranchier in klarer Weise zum Ausdruck zu bringen, habe ich sie graphisch in Form eines Stammbaums dargestellt. Diesem Stammbaum liegen vornehmlich zwei Merkmale zu Grunde, Kiemenbau und Schloßstruktur. Es steht daher zu erwarten, daß die Ausdehnung der Untersuchung auf weitere Teile der Organisation manche Veränderungen wird nötig machen.

In dem Schema sollen gebrochene Linien zweifelhafte Zusammenhänge ausdrücken. Wo eine fossile Form als Bindeglied zwischen recenten Formen eingefügt ist, ist dieselbe durch fette Schrift hervorgehoben.



Daß dieses Schema wenig von der Neumayr'schen Systematik abweicht, ist auf den ersten Blick zu erkennen und zeigt, daß nur wenige Punkte vorkommen, in welchen sich die Kiemenstruktur und Schloßbildung scharf widersprechen. Die wichtigsten, auf dem Bau der Kiemen basierten Veränderungen der Neumayr'schen Klassifikation sind folgende:

1) Die Mytiliden und die Avicula-Pecten-Gruppe zweigen getrennt von den Arciden ab. In diesem Punkt, wie überhaupt in der Beurteilung der Anisomyaria stehen die phylogenetischen Ergebnisse der Kiemenanatomie in auffallender Uebereinstimmung mit der von Jackson auf der Ontogenie der Schale begründeten Systematik.

2) Die Astartiden sind, statt der Cypriniden, als die primitivsten lebenden Heterodonten anzusehen. Unter den fossilen Vertretern dieser Familie ist wahrscheinlich die Stammform der großen heterodonten Gruppe, im weitesten Sinne des Wortes, zu finden.

In Bezug auf einige in dieser Arbeit nicht behandelte Muscheln halte ich die Systematik Neumayr's noch für weniger zutreffend.

So namentlich erscheint mir seine Ordnung der Desmodonten sowohl in Bezug auf die Kiemenbildung wie auch hinsichtlich des Schlosses eine höchst heterogene Abteilung zu sein, die wenigstens in drei, durch die Anatiniden, Myiden und Mactriden vertretene Gruppen aufzulösen ist. Näheres über diese Formen hoffe ich bald veröffentlichen zu können.

Viel auffallender sind meine Abweichungen von dem Pelseneer'schen System. Der Grund hierzu ist darin gegeben, daß Pelseneer viel zu wenig Bedenken getragen hat, die Gleichartigkeit im Bau der Kiemen als Ausdruck von Blutsverwandtschaft zu deuten. Ehe man die Kieme systematisch verwertet, muß man zwei Punkte in Erwägung ziehen.

1) Wie ich oben schon durchgeführt habe, vervollkommnet sich die Kieme auf folgende Weise. Die Blättchen der Kammkieme verlängern sich zu langen Filamenten, welche zunächst vollkommen frei nebeneinander verlaufen. Später werden sie durch Wimperscheiben und eventuell durch vaskuläre interfilamentäre Verbindungen untereinander vereinigt. Zugleich kommen interlamelläre Verbindungen zum Vorschein. Die ursprünglichsten Kiemen sind glatt. Eine Vervollkommnung wird durch Faltenbildung herbeigeführt. In der Weise, wie diese Vervollkommnung geschieht, spricht sich, um mich der Terminologie v. Baer's zu bedienen, eine Art Zielstrebigkeit aus. Naturwissenschaftlich richtiger wäre es, mit Nägeli von einem im Bau der Kiemen zum Ausdruck kommenden Prinzip der Progression zu sprechen. Im Bau der Fadenkieme ist mit Notwendigkeit die Entwickelungsrichtung gegeben, daß bei zunehmender Vervollkommnung die Fäden untereinander zu Lamellen verwachsen, daß weiter die Lamellen in Falten sich legen und Riffe bilden. Diese Prozesse haben sich sicherlich wiederholt und unabhängig voneinander vollzogen. So kommt die Riffbildung unter den oben erörterten Formen einerseits bei den Pectiniden und Aviculiden, anderseits bei den entfernt stehenden Veneriden zum Vorschein. Es ist auch höchst wahrscheinlich, daß dieselbe wieder unabhängig bei einigen Desmodonten Neumayr's sich entwickelt hat wie z. B. Mya und den Anatiniden. Die Ausbildung von vaskulären interfilamentären Brücken habe ich oben bei nicht weniger als vier getrennten Formen angegeben, nämlich Lima, Ostrea, Dreissensia und Astarte. Andere Merkmale der Kiemen zeigen ähnliche Beziehungen, wie z. B. die bei Ostrea und den Veneriden fast identische Ausbildung der interlamellären Verbindungen, und die Differenzierung von

Grenz- und Zwischenfilamenten, die bei vielen Anisomyarien und den zu den Desmodonten gehörenden Anatiniden vorkommt, wie auch in minderem Grade bei Psammobia.

2) Ebensowenig wie man alle ähnlich ausgebildeten komplizierten Formen für nahe verwandt halten darf, ist es erlaubt alle einfach gebauten Kiemen als ursprüngliche zusammenfassen. Wie ich oben bei Besprechung einzelner Formen gezeigt habe, kommt eine Rückbildung der Kiemen sehr oft zur Geltung. In manchen Fällen sind die rückgebildeten Formen so eigentümlich und abweichend gebaut, daß der Charakter der Rückbildung unverkennbar ist, wie namentlich bei den Septibranchiern Pelseneer's. In anderen Fällen kann man aber in Zweifel sein, ob eine gewisse Form eine rückgebildete oder eine wirkliche ursprüngliche ist. Solche Fälle sind oben bei den Telliniden, Donaciden und Anomia erwähnt. In diesem Zusammenhang ist interessant zu bemerken, daß die allereinfachsten bekannten Formen der Fadenkiemen, Arca ectomata, Amusium Dalli und Dimya wahrscheinlich als rückgebildete Formen zu erklären sind.

Durch Vernachlässigung einerseits dieser oft vorkommenden Rückbildung, anderseits jenes durch das Prinzip der Progression bedingten Parallelismus hat Pelseneer die Systematik der Muscheln, nach meiner Ansicht, viel zu einfach aufgefaßt.

Aus den obigen Erörterungen geht hervor, daß die Kiemenstruktur allein nicht die Grundlage eines Systems liefern kann. Bald führt sie zu ganz falschen Schlüssen, bald legt sie ein nur unvollkommenes und zweideutiges Zeugnis ab. Nur zum Teil finden wir die notwendige Uebereinstimmung mit anderen zur Kontrolle herangezogenen Merkmalen.

Hiermit soll nicht gesagt sein, daß die Kiemenbildung von keiner oder sogar von untergeordneter systematischer Verwertbarkeit ist. In einer so umfangreichen Gruppe wie der Klasse der Lamellibranchiaten sind die phylogenetischen Beziehungen so verwickelt, daß jedes auf ein einziges Organ oder Organsystem begründetes System notwendigerweise ein künstliches sein muß. Nur durch die Berücksichtigung von mehreren Charakteren sind die rätselhaften Fragen der Verwandtschaft zu lösen.

Ich hoffe, daß ich im Vorhergehenden einige Beiträge gebracht habe, zum Beweis dafür, daß die Kiemenstruktur, trotz aller störenden Elemente, einen der wichtigsten Charaktere darstellt, die bei Feststellung der Systematik zu berücksichtigen sind.

Freilich haben wir bis jetzt keine genügende Masse von

Detailangaben; die Zahl der untersuchten Formen ist immer noch eine verhältnismäßig kleine.

Besonders können wir viel neues Licht erwarten für die Verwertbarkeit der Kiemen, wenn die Entwickelungsgeschichte dieser Organe weiter ausgeführt ist. Fast alle embryologischen Arbeiten über die Muscheln, wie z. B. jene von Loven, Stepanoff, Hatschek, Ziegler und Korschelt, beschäftigen sich fast ausschließlich mit den allerfrühesten Stadien, und beschreiben höchstens die erste Anlage der Kiemen. Nur für Mytilus hat Lacaze-Duthiers (28) die Entwickelung der Kiemen weiter verfolgt. Leider ist dies ein so primitiver Typus, daß er wenig geeignet ist, zur Aufklärung der komplizierteren Formen beizutragen. Einige der wichtigsten Fragen, wie die Entstehung der interlamellären Verbindungen sind auch gänzlich unberücksichtigt geblieben.

Jedoch sogar in dem jetzigen mangelhaften Zustande unseres Wissens und trotz der oft vorkommenden rätselhaften oder täuschenden Erscheinungen, können wir viele Grundzüge der Phylogenie der Muscheln in der Ausbildung der Kiemen lesen. Abgesehen von zahlreichen untergeordneten Charakteren finden wir höchst verwertbare Anhaltspunkte in den verschiedenen Ausbildungstypen der interlamellären Verwachsungsbrücken, in der Differenzierung von Grenz- und Zwischenfilamenten, in der progressiv fortlaufenden Faltung der Kiemenlamellen, und über alles in der Nacheinanderfolge von Kammkieme, Fadenkieme und Blattkieme. Obgleich nach meiner Ansicht die Schloßstruktur noch immer als das wichtigste systematische Merkmal gelten muß, so behauptet doch unter den zur Kontrolle heranzuziehenden Charakteren die Kiemenstruktur den allerersten Platz.

Verzeichnis der angeführten Abhandlungen.

1) van Beneden, P. J., Mémoire sur le Dreissena, nouveau genre de la famille des Mytilacées. Ann. d. sci. nat. (Zoologie), Sér. 2, T. 3, 1835.
2) Bonnet, R., Der Bau und die Cirkulationsverhältnisse der Acephalenkieme. Morph. Jahrb., Bd. 3, 1877.
3) Bronn, H. G., Handbuch einer Geschichte der Natur. Bd. 3, Abt. 2. Stuttgart 1849.
4) Carus, J. V., Handbuch der Zoologie, Bd. 1. Leipzig 1868—75.
5) Claus, C., Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl. Marburg u. Leipzig 1883.
6) — dto., 5. Aufl. Marburg 1891.
7) Dall, W. H., Neaera. Nature, Vol. 34, 1886.
8) — Report on the Mollusca (collected by the U. S. Coast Survey Steamer „Blake"), Part I, Brachiopoda and Lamellibranchiata. Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 12, 1886.
9) — dto., Part 2, Gasteropoda and Scaphopoda, with Addenda and Corrigenda to Part 1. Bull. Mus. Comp. Zool., Vol. 18, 1889.
10) — Preliminary Report on the Collection of Mollusca and Brachiopoda obtained in 1887—88 (by U. S. Fish Commission Steamer Albatross). Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 12, 1889.
11) Deshayes, G. P., Traité élémentaire de conchyliologie. Paris 1839—53.
12) — Histoire naturelle des Mollusques. Exploration scientifique de l'Algérie. Zoologie IV. Paris 1849.
13) Duvernoy, M., Mémoires sur le système nerveux des mollusques acéphales lamellibranches ou bivalves. Mém. Acad. Sci. Paris, T. 24, 1854.
14) Fischer, P., Observations anatomiques sur des Mollusques peu connus. Journ. de Conchyl., T. 6 (Sér. 2, T. 2), 1857.
15) — Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique. Paris 1887.
16) Fleming, J., A History of British Animals. Edinburgh 1828.
17) Grobben, C., Beiträge zur Kenntnis des Baues von Cuspidaria (Nearea) cuspidata Olivi, nebst Betrachtungen über das System der Lamellibranchiaten. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 10, 1893.

18) Grobben, C., Zur Kenntnis der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken. Sitzungsber. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 103, Abt. 1, 1894.
19) Hancock, A., On the Animal of Myochama anomioides. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 2, Vol. 11, 1853.
20) van Haren-Noman, D., Die Lamellibranchiaten, gesammelt während der Fahrten des „Willem Barents". Nied. Arch. f. Zool., Suppl. Bd. 1, 1881—82.
21) Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl. Jena 1893.
22) — dto., 3. Aufl. Jena 1895.
23) von Hessling, T., Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859.
24) Jackson, R. T., Phylogeny of the Pelecypoda. The Aviculidae and their Allies. Mem. Boston Soc. Nat. Hist., Vol. 4, No. 8, 1890.
25) Janssens, F., Les branchies des Acéphales. La Cellule, T. 9, 1893.
26) Kellogg, J. L., A Contribution to our Knowledge of the Morphology of the Lamellibranchiate Mollusks. Bull. U. S. Fish Commission, Vol. 10, 1890.
27) de Lacaze-Duthiers, H., Mémoire sur l'organisation de l'Anomie. Ann. d. sci. nat. (Zoologie), Sér. 4, T. 2, 1854.
28) — Mémoire sur le développement des branchies des Mollusques Acéphales Lamellibranches. Ann. d. sci. nat. (Zoologie), Sér. 4, T. 5, 1856.
29) de Lamarck, J. B., Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles. Mém. Soc. d'Hist. Nat. Paris, T. 1, 1792.
30) — Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. T. 5. Paris 1818.
31) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Abt. 3. Jena 1892.
32) Langer, C., Das Gefäßsystem der Teichmuschel. Abt. 2. Denkschr. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 12, 1856.
33) Leuckart, R., Ueber die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Tiere. Braunschweig 1848.
34) Leunis, J., Synopsis der Zoologie, 3. Aufl., Bd. 1, bearbeitet von H. Ludwig. Hannover 1883.
*35) Ménégaux, A., Sur la branchie des Lamellibranches et sur sa comparaison avec celle des Scutibranches. Bull. Soc. Philom. Paris, T. 1, No. 4, 1889.
*36) — Recherches sur la circulation dans les Lamellibranches marines. Besancon 1890.
37) Mitsukuri, K., On the Structure and Significance of some aberrant Forms of Lamellibranch Gills. Quart. Journ. Micr. Sc., New. Ser. Vol. 21, 1881.
38) Neumayr, M., Zur Morphologie des Bivalvenschlosses. Sitzungsber. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 88, Abt. 1, 1883.
39) — Ueber die Herkunft der Unioniden. Sitzungsber. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 98, Abt. 1, 1889.

40) Neumayr, M., Beiträge zu einer morphologischen Einteilung der Bivalven. Denkschr. Akad. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. 58, 1891.
41) d' Orbigny, A., Paléontologie française. Terrains Crétacés. T. 3, 1843.
42) Osborne, H. L., On the Molluscan Gill. Johns Hopkins Univ. Circulars, Vol. 3, No. 32, 1884.
43) Peck, R. H., Minute Structure of the Gills of the Lamellibranch Mollusca. Quart. Journ. Micr. Soc., New Ser. Vol. 17, 1877.
44) Pelseneer, P., Report on Anatomy of the deep sea Mollusca. Zoology of Challenger Expedition, Vol. 27, Part. 74, 1888.
*45) — Sur la classification phylogénétique des Pélécypodes. Bull. Sc. France et Belg., T. 20, 1889.
46) — Contribution à l'étude des Lamellibranches. Arch. de Biol., T. 11, 1891.
47) Poli, I. X., Testacea utriusque Siciliae. T. 1, 2. Parma 1791—95.
48) Posner, C., Ueber den Bau der Najadenkieme. Arch. Mikr. Anat., Bd. 11, 1875.
49) Sabatier, A., Anatomie de la moule commune. Ann. d. sci. nat. (Zoologie), Sér. 6, T. 5, 1877.
50) Sharp, P. F., Remarks on the Phylogeny of the Lamellibranchs. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, March 6, 1888.
51) Sluiter, C. P., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Kiemen bei den Lamellibranchiaten. Nied. Arch. f. Zool., Bd. 4, 1878.
52) Stoliczka, F., Cretaceous Fauna of Southern India, Vol. 3, Pelecypoda. Mem. Geol. Survey of India, 1870—71.
53) Toureng, Sur le système nerveux du Dreissensia polymorpha. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 118, No. 10, 1894.
54) — Sur l'appareil circulatoire du Dreissensia polymorpha. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 118, No. 17, 1894.
55) Valenciennes, A., Nouvelles observations sur les feuillets branchiaux des Mollusques Acéphales Lamellibranches. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris, T. 21, No. 9, 1845.
56) von Vest, W., Ueber die Genera Adacna, Monodacna und Didacna Eichwald und deren Stellung im System. Jahrb. d. deutschen Malakozool. Ges., Bd. 2, 1875.
57) Williams, T., On the Mechanism of aquatic Respiration and on the Structure of the Organs of Breathing in Invertebrate Animals. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 2, Vol. 4, 1854.
58) von Zittel, K. A., Handbuch der Paläontologie, Bd. 2. München und Leipzig 1885.
59) — Grundzüge der Paläontologie. München und Leipzig 1895.

Die oben mit dem Sternchen bezeichneten Abhandlungen sind mir nur durch Referate in dem „Zoologischen Jahresberichten" bekannt.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.